Aus der Dienststelle für forstliche Zoologie an der Biologischen Reichsanstalt
für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem

Der Einfluß kurzfristig wirkender Temperaturen auf die Entwicklung und Fortpflanzung von Schadinsekten

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Walter Hackbart

aus Berlin-Treptow

Tag der Promotion: 10. Oktober 1939
Tag der mündlichen Prüfung: 14. 12. 1938

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg

1939

Referenten: Regierungsrat Dr. E. Janisch, Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem

Prof. Dr. Seidel, Zoologisches Institut der Universität Berlin

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus
„Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere", 35. Band, 3. Heft
Verlag von Julius Springer, Berlin

Inhalt.

Seite

Einleitung 469

Material und Methode 472

1. Allgemeines 472

2. Der Entwicklungsgang des Käfers 474

A. Der Einfluß langdauernder Temperaturen 476

B. Die Sterblichkeit als Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses 481

1. Der Einfluß eines kurzdauernden Schadfaktors auf die Jugendstadien . 482

2. Der Einfluß eines kurzdauernden Schadfaktors auf die späteren Stadien 485

C. Die Entwicklungsdauer als Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses 488

1. Der Einfluß eines kurzdauernden Schadfaktors auf die Larve I . . . 488
a) bei einer Behandlung in 40°; b) in interoptimalen Temperaturen.

2. Der Einfluß eines kurzdauernden Schadfaktors auf die übrigen Stadien 496

3. Zusammenfassung und Ergebnisse 497

D. Die Vermehrungsfähigkeit als Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses 498

1. Allgemeines 498

2. Der Einfluß auf die einzelnen Entwicklungsstadien 503

3. Der Einfluß auf den Käfer bei verschiedener Behandlung 508

4. Der Einfluß von 40° auf die Käfer verschiedenen Alters 512

5. Zusammenfassung und Ergebnisse 516

E. Die Lebensdauer der Käfer und die Beziehung zur Eiablage 517

F. Der Keilwinkel als Maßstab eines Schadfaktors 527

G. Zusammenfassung und Ergebnisse 531

H. Literaturverzeichnis 533

Einleitung.

Im Gegensatz zu der Dauerwirkung von Temperaturen, die besonders im letzten Jahrzehnt eine eingehende Bearbeitung erfahren hat, sind unsere Kenntnisse über den Einfluß kurzfristig wirkender Temperaturen auf die Entwicklung, Sterblichkeit und Fortpflanzung von Insekten noch sehr gering. Und doch sind es gerade diese Einwirkungen, die in der freien Natur am häufigsten vorkommen und insbesondere auf den Massenwechsel von Schadinsekten bedeutenden Einfluß

nehmen. Zu jeder Jahreszeit herrscht wohl eine bestimmte Durchschnittstemperatur, aber es treten doch wiederholt und oft sehr wechselnd stärkere Schwankungen auf. So werden im Hochsommer während der Mittagsstunden Baumstämme, Steine, freie Wald- oder Feldflächen durch Sonneneinstrahlung auf über 40° erwärmt. Oft sind an Baumstämmen, an denen die Nonne, *Lymantria monacha,* im August ihre Eier gelegt hat, noch Temperaturen zwischen 40° und 50° gemessen. Schimitschek fand in direktem Sonnenlicht an Baumstämmen im Juli mittags eine Temperatur von 50—51° und meint weiter, daß in oberen Stammteilen eine Kambialtemperatur von 65° angenommen werden kann. Umgekehrt treten im Frühling in einzelnen Nächten Fröste auf, während am Tage oft schon recht hohe Temperaturen herrschen können. Die Insekten sind dann meist schon in der Entwicklung begriffen. Im Frühjahr haben sie nach der Winterruhe gerade wieder begonnen, sich weiter zu entwickeln. Im Sommer sind sie oft schon in einem fortpflanzungsfähigen Zustand oder haben bereits, wie z. B. die Nonne im August, ihre Eier abgelegt. Wenn sich auch die Vollinsekten oder ihre Raupen in vielen Fällen vor zu starker Sonnenbestrahlung durch Aufsuchen schattiger Stellen zu schützen vermögen, so sind sie im Stadium der Puppe oder als Ei dazu unfähig und bleiben der Einwirkung der Wärme voll ausgesetzt. Solche Schadfaktoren, die die Insekten zu irgendeinem Zeitpunkt ihrer Entwicklung getroffen haben, müssen sich in ihrem weiteren Leben irgendwie auswirken. Ob nun eine erhöhte Sterblichkeit, eine Verzögerung in der Entwicklung oder eine Verminderung in der Eiproduktion die Folge ist, und wie sie sich zueinander verhalten, darüber wissen wir kaum etwas.

Bisher wurden von der Forschung 3 verschiedene Temperatureinflüsse unterschieden: 1. die der anhaltenden, 2. die der alternierenden Temperaturen und 3. die der kurzfristigen Temperaturstöße. Der 1. Fall ist bisher wohl am häufigsten untersucht worden. Hierbei wurde der Einfluß auf die einzelnen Entwicklungsstadien verschiedener Tierarten untersucht. Es wurden die Sterblichkeit und die Entwicklungsdauer für einzelne Stadien festgestellt und in entsprechenden Tabellen und Kurven zusammengefaßt, aber auf das Verhalten der überlebenden Tiere ging man meist nicht weiter ein. Es stellte sich dabei heraus, daß einzelne Stadien eine besonders hohe Sterblichkeit gegen die übrigen zeigten. Meist waren dies Jugendstadien, und sie wurden als besonders empfindlich hingestellt. Dagegen zeigte Janisch (1933), daß diese Entwicklungsstadien keine „kritischen Stadien" an sich sind, sondern ihre Empfindlichkeit meist „ein Ausdruck vorhandener Konstitutionsunterschiede" ist.

Andere Forscher untersuchten die Wirkung alternierender Temperaturen. Sie sagten: In der Natur sind niemals konstante oder gar optimale Lebensbedingungen vorhanden, sondern es herrscht ein dauernder Temperaturwechsel, der sich besonders stark im Gegensatz von Tag und Nacht ausprägt. Diese natürlichen Bedingungen versuchten sie, im Experiment zu wiederholen. So untersuchte Eidmann (1933) den Einfluß alternierender Temperaturen auf die Forleule, *Panolis flammea,* und fand, daß Temperaturschwankungen um das Optimum innerhalb der vitalen Zone auf die Entwicklungsdauer keinen Einfluß haben. Dagegen konnte Mikulski (1936) für die Entwicklung der Eier des Mehlkäfers, *Tribolium confusum* Duv., in allen seinen behandelten Fällen eine Verzögerung feststellen. Im Gegensatz hierzu fand Friederichs (1930), daß Temperaturschwankungen eine Beschleunigung in der Entwicklung hervorrufen, wenn diese Entwicklungszeit mit der aus der physikalischen Mitteltemperatur verglichen wird. Janisch (1930) sagte aber, „daß nicht die physikalische Mitteltemperatur, sondern das Mittel der biologischen Wirkungsgrade die Entwicklungsdauer bestimmt".

Doch für Massenvermehrungen und damit im Zusammenhang für Bekämpfungsmaßnahmen können unter Umständen die kurzen Stöße extremer Temperaturen viel wichtiger sein. In der Praxis ist man schon dazu übergegangen, z. B. Vorrats-

schädlinge und Holzkäfer mittels Wärme zu bekämpfen. In Amerika werden von Zeit zu Zeit Wärmeöfen in Mühlen aufgestellt, die dort mehrere Tage verbleiben, um die Schädlinge abzutöten. Hierzu bedarf es jedoch einer recht hohen Temperatur, und es ist dann fraglich, ob die betreffenden Vorräte diese Temperatur ohne Schädigung aushalten. Bei der Bekämpfung des Kornkäfers mit Wärme wies Kunike (1937) auf die Schwierigkeiten hin, höhere Temperaturen längere Zeit wirken zu lassen. Einmal dringen sie nicht tief genug in größere Getreidemengen ein, zum anderen wird Getreide durch Temperaturen über 51° geschädigt. Ferner wies er auf einen Unterschied in der Wirkung zwischen plötzlicher und allmählicher Abkühlung hin. Der Kornkäfer überwintert in allen Stadien, wenn er sich im Herbst langsam abkühlt. Wird das Getreide aber im Sommer plötzlich von 20° auf 4° —0° abgekühlt, so hört jeder Fraß, die Eiablage und die Weiterentwicklung der Brut auf, und alles geht innerhalb von 6 Wochen zugrunde. Ähnliches fanden Portie und Knight. Je nachdem, ob die Abkühlung im Frühjahr oder im Winter stattfand, ergaben sich Unterschiede in der Entwicklung. Von diesen und noch von anderen Forschern sind also wohl einzelne Fragen über dieses Problem aufgegriffen und behandelt, aber eine zusammenhängende Untersuchung ist noch nicht durchgeführt worden. Uvarov (1931) hat die Ergebnisse, die bis dahin über den Einfluß von Klimafaktoren vorhanden waren, zusammengefaßt. Auf diese Ergebnisse wird vorliegende Arbeit öfter zurückkommen. Von Parker, Bodin und Ludwig wurde festgestellt, daß hohe Temperaturen hemmend und niedere beschleunigend auf die Entwicklungsdauer wirken. Dagegen fanden Hase (1928) und Janisch (1930), daß auch niedere Temperaturen eine Verzögerung verursachen. Uvarov deutete diese Erscheinung damit, daß beide mit Insekten gearbeitet hätten, die gegen niedere Temperaturen besonders empfindlich wären.

Andersen (1933—1935) untersuchte den Einfluß konstanter und inkonstanter Temperaturen auf die Entwicklung des Blattrandkäfers, *Sitona lineata* L., und des Kornkäfers, *Calandra granaria* L. Er betont die Notwendigkeit, auch die Eiproduktion nach schädigenden Einwirkungen zu beachten. Oosthuizen (1935) hat Untersuchungen über den Einfluß hoher Temperaturen auf *Tribolium confusum* angestellt. Er untersuchte die Sterblichkeit der verschiedenen Entwicklungsstadien bei verschiedenen Temperaturstößen und die Vermehrungsfähigkeit geschlüpfter Tiere nach ihrer Behandlung. Auch auf diese Arbeiten wird später wiederholt zurückgegriffen, so daß sich hier eine eingehende Diskussion über die Ergebnisse erübrigt. Hase (1930) machte Versuche über die Schlüpffähigkeit und Entwicklungsdauer von Wanzeneiern, nachdem diese kühlen Temperaturen ausgesetzt waren. Er hat dabei Fragen über praktische Bekämpfungsmaßnahmen durch Temperaturen angeschnitten und unterscheidet zwischen Praktikern und Theoretikern. Er sagt: „In der Praxis versteht man unter ‚normal' das Leben und seine Leistung in der vitalen Temperaturzone überhaupt, und man begnügt sich notgedrungen mit der Frage: Überlebend oder nicht überlebend? In der theoretischen Forschung geht man weiter und versteht unter ‚normal' das Leben und seine Höchstleistungen in der optimalen Temperaturzone." Er fand weiterhin, daß durch Temperaturen in der Nähe des Nullpunktes eine erhöhte Sterblichkeit und eine Verzögerung in der Entwicklung der Eier hervorgerufen wird. Er selbst sagt weiter: „Wenn wir feststellen, daß kurzfristige Kälteperioden sich etwas, langfristige deutlich, sehr langfristige sich ganz bedeutend in der späteren Entwicklung auswirken, so kann kein ‚Stillstand in der Entwicklung' eingetreten sein. ‚Beim Stillstand' eines Organismus ist er unter keinen Umständen wieder als Einheit in Betrieb (d. h. zum Leben) zu bringen."

Eingehender ist dieses Problem wiederholt von Janisch bearbeitet. Schon 1930 zeigte er an der Baumwolleule, *Prodenia littoralis*, daß extrem hohe Temperaturen für das Abklingen einer Massenvermehrung von Einfluß sein können. Er sagt: „Nicht die vitalen Temperaturen bestimmen die ökologischen Grenzen der

Ausbreitung einer Tierart, sondern die biologisch extremen Temperaturen und auch diese nicht in ihrer Dauerwirkung, sondern in ihrer zeitlich begrenzten Einwirkung." Nur einige wenige Tiere sind dann imstande, diese ungünstigen Lebensbedingungen zu überstehen. Sie können, sobald wieder bessere Bedingungen herrschen, erneut eine Massenvermehrung hervorrufen. In der Natur können nun die einzelnen Tiere einer Generation morphologisch gleich sein, physiologisch bestehen aber zwischen ihnen beträchtliche Unterschiede. Stellt man nach dem physiologischen Verhalten der Insekten eine Konstitutionsreihe auf, so beginnt sie mit nur wenigen Tieren, diese zeigen aber die Höchstleistungen der Tierart. Wenn Zwölfer (1934) diese Frühschlüpfer „Querköpfe" nennt und sie für eine Massenvermehrung nicht für bedeutungsvoll hält, sondern allein die Mittelwerte für diese ausschlaggebend sein läßt, so scheint dies anderen Ergebnissen zu widersprechen. So sagte Janisch (1935 a): „Nicht was die Mehrzahl der Tiere leistet, ist für die Erfassung biologischer Gesetzmäßigkeiten wichtig, sondern das, was die besten leisten." In der Natur werden nur die besten Tiere überleben, und gerade diese kommen für eine Massenvermehrung in Frage. Von diesen gilt es, die Höchstleistungswerte festzustellen und mit den arteigenen Höchstwerten, d. h. mit den absoluten Höchstwerten der Art, zu vergleichen. Diese Fragen sollen in der vorliegenden Arbeit eingehend behandelt werden. Es soll die Beziehung zwischen dem Einfluß von kurzfristigen, extremen Temperaturstößen und dem Verhalten der einzelnen Tiere, wie auch der gesamten Population festgestellt werden. Dabei wird unter kurzfristig jeder Temperaturstoß verstanden, der im Gegensatz zur Dauerwirkung steht.

Material und Methode.

1. Allgemeines.

Als Versuchstier für diese Untersuchungen schien ein Insekt am geeignetsten, das Dauerbrüter war und eine kurze Lebensdauer hatte. In der Dienststelle für forstliche Zoologie an der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem, wo diese Arbeit ausgeführt wurde[1], wird für solche Zwecke der Brasilbohnenkäfer, *Zabrotes subfasciatus* Boh., gezogen. Dieses Tier bietet außerdem den Vorteil, daß es seine Eier an gewöhnliche Speisebohnen ablegt, in denen seine Larven die gesamte Entwicklung durchmachen, so daß eine besondere Fütterung fortfällt. Schon früher wurden in diesem Laboratorium Versuche mit dem Bohnenkäfer durchgeführt, deren Ergebnisse bisher nicht veröffentlicht sind.

Herr Reg.-Rat Dr. Janisch stellte mir diese Protokolle zur Verfügung, um einzelne Werte für diese Arbeit daraus zu entnehmen. Hiernach ergab sich 27° als das Temperaturoptimum, und die vitalen Temperaturgrenzen lagen bei 19° bzw. 35°. Als relative Luftfeuchtigkeit war eine solche von 75% gewählt worden. Sie hatte sich am zweckmäßigsten erwiesen, da die Bohnen bei höheren Feuchtigkeiten leicht schimmeln. Diese Bedingungen — eine Temperatur von 27° und eine relative Feuchtigkeit von 75% — werden als optimale bezeichnet, wenn auch das wirkliche Feuchtigkeitsoptimum für die Entwicklung des Bohnenkäfers etwas

[1] An dieser Stelle möchte ich Herrn Reg.-Rat Dr. Janisch für die Anregung zu dieser Arbeit meinen besten Dank aussprechen.

höher liegen mag. Für den Vergleich der Temperaturwirkung war allein wichtig, daß alle Versuche immer bei dieser gleichen Luftfeuchtigkeit von 75% relativer Feuchtigkeit durchgeführt wurden. Für die kurzfristigen Temperaturstöße wurden die extremen Temperaturen von 40^0, 10^0 und 0^0 gewählt.

Die Feuchtigkeit wurde durch die Salzbreimethode (nach Obermiller) konstant gehalten, die von Janisch in die Entomologie eingeführt ist und seitdem auch von anderen Forschern benutzt wird. Früher wurde Schwefelsäure in verschiedenen Verdünnungen verwandt, doch die Bildung von giftigem SO_2-Gas machte sich oft schädigend bemerkbar. Die bei den hier vorliegenden Experimenten benutzte Luftfeuchtigkeit von 75% relativer Feuchtigkeit wurde durch wäßrigen NaCl-Brei erzeugt. Sie zeigt in verschiedenen Temperaturen nur eine sehr geringe Schwankung.

Die konstanten Temperaturen wurden in automatisch regulierten größeren Kammern und in Brutschränken mit elektrischer Heizung erzielt. Die Temperaturen schwankten nur um wenige Zehntelgrad, meist $\pm$ 0,1°. Gelegentliche größere Schwankungen werden bei den betreffenden Versuchen angeführt. Die Temperatur von 0^0 wurde durch Eis in Thermosgefäßen erzeugt, in die die Versuchsgläser gesetzt wurden. Dies waren größere Gläser, die die Form eines Reagensglases hatten. In diese kam unten angefeuchtetes Kochsalz und ein Bleiklötzchen. Dieses bewirkte, daß die Gläser vollkommen in der Eismasse versanken und doch senkrecht stehen blieben. Verschlossen wurden die Gläser durch einen Korkstopfen, der mit Plastilin abgedichtet war. Ein Eindringen von Wasser von außen her war so unmöglich gemacht, und das Gläschen, in dem sich das Versuchsmaterial befand, konnte als konstant feuchte Kammer angesehen und benutzt werden. Um nun zu verhindern, daß die Bohnen mit dem feuchten Salz in Berührung kamen, war über dem Salz ein kleines Körbchen aus Drahtgaze festgeklemmt. Dies mußte für jedes Gläschen passend zurechtgeschnitten werden. Sonst dienten Butterschalen in Verbindung mit Petri-Schalen zur Aufzucht, wie es Abb. 1 darstellt[1].

Diese Methode ist von Janisch in dieser Art erstmalig angewandt und 1933 b, Abb. 1, eingehend beschrieben worden. Vorher schon benutzte Zwölfer in ähnlicher Anordnung Petri-Schalen, die sich aber nicht so gut bewährten. Die Butterschalen wurden durch Glasbatist und mittels eines Gummiringes zugebunden, in ihnen befand sich die Salzschicht in Höhe von 2 cm. Das Salz mußte von Zeit zu Zeit erneut angefeuchtet werden. Die Petri-Schalen ließen einen schmalen Rand frei, so daß ein dauernder Luftaustausch möglich war und die Feuchtigkeit unter der

[1] Alle Tabellen und Abbildungen konnten nicht zum Abdruck gebracht werden. Diese sind in der Bücherei der Biologischen Reichsanstalt, Berlin-Dahlem, niedergelegt.

Schale konstant gehalten wurde. Kurz bevor die Käfer die Bohnen verließen, wurden die Bohnen einzeln in kleine Gläser gelegt, so daß jedes Tier für sich gehalten wurde. Hierdurch sollte ein vorzeitiges Kopulieren verhindert werden. Die Gläser waren durch einen passenden Gazedeckel verschließbar, oder sie wurden durch Glasbatist mittels eines Gummiringes zugebunden. Auch diese Gläschen mit den Bohnen, bzw. mit Käfern wurden dauernd in konstanter Luftfeuchtigkeit gehalten.

Für die Zuchten dienten Eier, die innerhalb von 4 Stunden an Bohnen abgelegt waren. Diese wurden als Speisebohnen im Handel gekauft, ohne dabei Wert auf eine bestimmte Sorte zu legen; es wurde jedoch eine weiße, flache und größere Sorte bevorzugt. Frühere Versuche hatten ergeben, daß der Einfluß verschiedener Sorten von Bohnen nicht ins Gewicht fällt. Die Tiere wurden erst einige Tage nach dem Schlüpfen zur Eiablage angesetzt. Um keine zu alten Weibchen zu haben, wurden die gleichen nur 2 Tage hintereinander benutzt. An jeder Bohne wurde nur 1 Ei belassen, alle übrigen wurden schon in den ersten Entwicklungsstadien entfernt, so daß Hungereinflüsse bei der Entwicklung von vornherein ausgeschaltet waren. Für die Behandlung der späteren Stadien wurden nur die Tiere benutzt, die als erste schlüpften. Diese Tatsache wird bei den einzelnen Versuchen eingehender behandelt. Meist wurden 40 Ausgangstiere für eine Population angesetzt, dort, wo sich die Zahl änderte, wird sie bei den Versuchen angegeben. Soweit es möglich war, wurden die Versuche mehrere Male wiederholt.

Abb. 1. Schale für die Aufzucht des Bohnenkäfers in konstanter Luftfeuchtigkeit.

2. Der Entwicklungsgang des Käfers.

Vor Beginn der eigentlichen Untersuchungen wurde der Bohnenkäfer mehrere Generationen lang im Optimum beobachtet. Eine eingehende Beschreibung des Käfers, seines Lebens und seiner Biologie ist von Zacher (1930) gegeben. Die Heimat des brasilianischen Bohnenkäfers ist Mittel- und Südamerika. In Deutschland kommt er selten vor. Er wird hin und wieder durch eingeführte Bohnen eingeschleppt und kann sich in warmen Speichern und Lagerhäusern weiterentwickeln. Seine Eier klebt er mit einer Kittmasse an die Bohnen an. Zunächst sind die Eier glasig und prall, doch schon nach kurzer Zeit bildet sich an der Kuppe eine Delle. Bald werden durch die Eischale hindurch die Mandibeln, dann die Kopfpartien und schließlich der Embryo selbst sichtbar.

Sobald sich die Larve von der Eischale gelöst hat, wird das Ei trübe. Die Kopfpartie ist dann nicht mehr deutlich erkennbar. Jetzt dreht sich die Larve im Ei, wendet die Kopfpartie der Bohne zu und beginnt zu bohren. Die äußere weiße Schale wird nicht gefressen. Das Bohrmehl stopft die Larve in die Eischale, in der sich dadurch ein weißer Ring bildet. Dieser wird breiter und breiter, und die Larve dringt mehr und mehr in die Bohne ein. Sobald die Larve vollkommen eingebohrt ist, ist das Ei mit Bohrmehl ausgefüllt und erscheint von dem Mehl des Bohnenfleisches gelb, von einem weißen Ring, dem Fraßmehl der Bohnenschale, umgeben. In Abb. 2 sind an den einzelnen Bohnen die Eier deutlich zu erkennen.

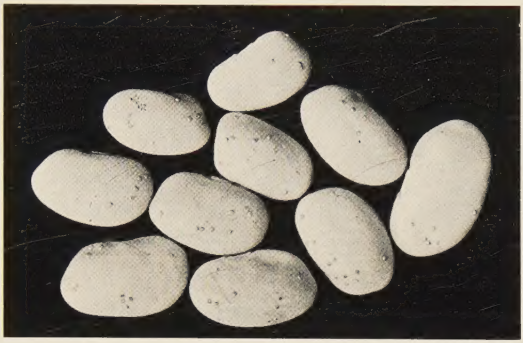

Abb. 2. Einzelne Bohnen mit Eiern, in denen sich die Larve eingebohrt hat.

In der Bohne vollendet die Larve ihre Entwicklung und macht dort 3 Häutungen durch. Bevor sie zur Verpuppung schreitet, wird eine Puppenwiege angelegt. Gleichzeitig frißt die Larve einen Deckel an

Abb. 3 a. Abb. 3 b. Abb. 3 c.

Abb. 3. Verschiedene Entwicklungsstadien des Bohnenkäfers. a Deckelbildung, b Deckel dunkel, c Bohnen nach Verlassen des Käfers.

der Bohnenschale heraus, der nur am Rande durch eine dünne Stelle mit der übrigen Schale in Verbindung steht (Abb. 3a). In dieser Wiege findet die Verpuppung statt, und die Puppe entwickelt sich zum Käfer. Sobald er ausgefärbt ist, erscheint der Deckel dunkel (Abb. 3b). Der Jungkäfer verbleibt noch einige Tage in der Bohne. Ein leichter Druck gegen den Deckel genügt, um ihn zum Abspringen zu bringen, und der Käfer kriecht aus der Bohne heraus (Abb. 3c). Im Gegensatz zu der sonst üblichen Ausdrucksweise soll bei den weiteren Besprechungen

dieses Auskriechen als Schlüpftermin bezeichnet und davon als vom „Schlüpfen des Käfers" gesprochen werden.

Die Geschlechter lassen sich im allgemeinen leicht unterscheiden. Die Weibchen sind bedeutend größer und erscheinen in ihrem Äußeren dunkler als die Männchen. Die Weibchen haben dunkelbraune Flügeldecken mit einer weißen Querbinde auf jeder Mitte. Die Männchen dagegen haben einfarbig graue Flügeldecken. Bei anderen Insekten werden die verschiedenen Entwicklungsstadien nach der Zahl der Häutungen unterschieden und meist bis zu 7 Stadien — Ei, Larve I, II, III, IV, V und Puppe — aufgestellt. Obgleich beim Bohnenkäfer die Larven- und Puppenentwicklung innerhalb der Bohne vor sich geht, lassen sich auch hier an Hand seiner Entwicklung 7 Entwicklungsstadien festlegen, die mit ihren äußeren Kennzeichen folgendermaßen zu unterscheiden sind:

Stadium	Entwicklungszustand	Äußere Kennzeichen	
		Anfang	Ende
1.	Ei ohne äußere Kennzeichen	Eiablage	Erscheinen der Mandibeln
2.	Embryo	Erscheinen der Mandibeln	Drehen der Junglarve
3.	Junglarve	Beginn des Einbohrens (Fraßspur)	Ei voll mit Bohrmehl
4.	Larve I, II, III, IV	Ei voll mit Bohrmehl	Deckelbildung
5.	Puppe	Deckelbildung vollendet	Deckel dunkel
6.	Jungkäfer	Deckel dunkel	Abspringen des Deckels
7.	Käfer	Verlassen der Puppenwiege	Tod

Die Larve, die eben mit dem Einbohren beginnt, wird als Junglarve, diejenige, welche sich eingebohrt hat, als Larve I bezeichnet. Sobald der Deckel fertiggestellt ist, verpuppt sich die Larve in kurzer Zeit, so daß die Deckelbildung nahezu mit der Verpuppung gleichgestellt werden kann. Das Imaginalleben des Käfers wird später in anderem Zusammenhang (S. 500) eingehend besprochen.

A. Der Einfluß langdauernder Temperaturen.

Zum Vergleich mit dem kurzfristigen Einfluß extremer Temperaturen mußte auch die Dauerwirkung dieser Temperaturen geprüft werden. Janisch (1933a) hat diesen Einfluß an dem Aussterben einer Wanzenpopulation in einer überoptimalen Temperatur untersucht. Er stellte fest, daß um so mehr Generationen sich bildeten, je besser die Elterntiere waren, die zur Gewinnung der Ausgangspopulation dienten. Der physiologische Zustand der Population verschlechterte sich von Generation zu Generation, was besonders in der Eiproduktion zum Ausdruck kam. Innerhalb weniger Generationen war die Zucht ausgestorben. Mit dem Bohnenkäfer wurden bei verschiedenen Temperaturen Zuchten

angesetzt, um ihr Aussterben im Laufe der Generationen zu beobachten. Besonderer Wert wurde dabei auf die Temperaturen in der Nähe der vitalen Grenzen gelegt; denn hier war anzunehmen, daß sich der Einfluß in wenigen Generationen bemerkbar machte und zum Aussterben führte. So wurden Versuche in 19°, 22°, 31°, 33° und 35° angesetzt. Zunächst soll das Verhalten aller Zuchten in der 1. Generation gemeinsam und dann das Aussterben im Laufe der Generationen für jede Temperatur besprochen werden. Um die kürzesten Entwicklungszeiten zu erhalten, wurde das Ansetzen der Käfer zur Eiablage, das 1. Auftreten der Puppe unter dem Ausdruck „Deckelbildung", das Erscheinen des Jungkäfers als „Deckel dunkel" und das Schlüpfen des Käfers protokolliert.

Hierbei ergaben sich folgende Werte in Tagen für die kürzesten Entwicklungszeiten, in denen die Entwicklung vom Ei bis zum Käfer erfolgt:

Temperatur	19°	22°	27°	31°	33°	35°
Entwicklungsdauer in Tagen .	69	46	26	22	20	20

Die Sterblichkeit als der Einfluß eines Schadfaktors in den verschiedenen Zuchten ist in Tabelle 1 eingetragen. Es sind in den senkrechten

Tabelle 1. Prozent Sterblichkeit der Stadien nach der Dauerwirkung in verschiedenen Temperaturen.

Entwicklungsstadium	19°		22°		27°		35°
	I	II	I	II	I	II	II
Ei	0		0		0		
Embryo . . .	20,9		21,0		7,0		
Larve I . . .	53,7	0	60,6	0	19,0	0	0
Jungkäfer . . .	59,2	11,8	61,8	2,6	25,0	0	29,0
Käfer	87,5	75,5	63,8	8,0	25,0	0	90,3

Spalten unter der jeweiligen Temperatur die Tiere in Prozenten angegeben, die bis zu dem Stadium, das aus der 1. senkrechten Spalte zu ersehen ist, gestorben sind. Alle Eier wurden nach der Ablage — innerhalb von 4 Stunden — in die verschiedenen Temperaturen gebracht. Für die Berechnung wurden 2 Fälle unterschieden: 1. wurde die Zahl der angesetzten Eier zugrunde gelegt, 2. wurde von der Zahl der Larven ausgegangen, die sich in die Bohnen eingebohrt hatten. Leider läßt sich nicht in allen untersuchten Temperaturen die Sterblichkeit in den Jugendstadien mit anführen. Aus Beobachtungen läßt sich aber schließen, daß sie in 31° nicht erheblich ist, aber in 33° und 35° stark ansteigt. Schon im Optimum — 27° — tritt eine durchschnittliche Sterblichkeit von 25% auf. Diese kann dadurch bedingt sein, daß die Feuchtigkeit von 75% nicht ganz optimal ist. Dadurch sterben wohl die schwachen Tiere ab, die etwas besseren werden aber nicht mehr beeinflußt. Ferner kann die Sterblichkeit im Tiermaterial selbst liegen, diese Tatsache soll

später (S. 501) noch einmal untersucht werden. Auch Janisch (1933a) fand, daß bei der Entwicklung von Wanzeneiern anfangs im Optimum eine geringe vorembryonale und larvale Sterblichkeit auftreten kann. Er führte sie auf unkontrollierbare Nebenfaktoren zurück. Als solche wären zu nennen: Schlechte Sauerstoffverhältnisse, die durch Ansammlung von Kohlensäure in den Zuchtgefäßen bedingt sind, schlechte Ernährungsbedingungen oder mechanische Einflüsse. Doch ist dann später auch von Janisch (1931) wiederholt an verschiedenen Insekten gezeigt, daß die Aufzucht von Insekten bei sorgfältigster Pflege unter optimalen Bedingungen 100prozentig möglich ist.

In den unteroptimalen Temperaturen ist die Sterblichkeit im vorembryonalen Stadium im Vergleich zum Optimum kaum größer. Dagegen steigt sie bei der embryonalen Entwicklung in 19° und 22° stark an. Hier werden durch die tieferen Temperaturen auch die etwas schwächeren Tiere geschädigt. Im Stadium der Puppe und des Jungkäfers sterben dann in 22° kaum noch Tiere. In 19° entwickeln sich fast noch sämtliche Jungkäfer, sie kommen aber größtenteils nicht mehr zum Schlüpfen. Je tiefer also die Temperatur sinkt, und je länger die Einwirkung anhält, desto stärker geht der Schadfaktor auch auf die späteren Stadien über. Geht man von einem späteren Stadium, der Larve I, aus, wo also die erste Jugendsterblichkeit nicht berücksichtigt ist, so ergibt sich ein ähnliches Bild. In 27°, dem Optimum, ist die Sterblichkeit gleich null und in 22°, nach Beobachtungen auch in 31°, ist die Sterblichkeit unerheblich. Auch in den beiden extremen Temperaturen ist sie bis zum Jungkäfer verhältnismäßig gering, sie steigt dann aber in 19° etwa auf 75% bzw. 90% in 35° an. Die Käfer sind wohl ausgebildet, sind aber nicht imstande, den Deckel abzusprengen und sterben in der Puppenwiege ab. Diese beiden extremen Temperaturen entsprechen sich also fast in ihrer Wirkung. Dies zeigt, daß der Bohnenkäfer ein stenothermes Tier ist. Innerhalb von 22°—31° ist kaum ein Schaden zu bemerken, dann aber tritt er schon in der 1. Generation rasch ein und erreicht sofort eine beträchtliche Höhe.

Der Einfluß, den die verschiedenen Temperaturen ausüben, wird noch deutlicher, wenn die Generationenfolge verglichen wird. In 35° war es trotz mehrmaliger Wiederholung nicht möglich, eine 2. Generation zu ziehen. In der ersten wurden zwar Eier gelegt, sie entwickelten sich aber nicht mehr oder waren taub[1]. Die Höchsteizahl betrug 20, die Durchschnittseizahl 8 Eier. Im Vergleich zum Optimum mit 72 bzw. 56 Eiern sind die Eizahlen durch die Temperatureinwirkung stark reduziert. 60% der in 35° gezogenen Weibchen legten überhaupt keine Eier mehr. Die Temperatur von 19° konnte nicht so konstant gehalten

[1] Verschiedene Arten von tauben Eiern werden in anderem Zusammenhang eingehend besprochen (S. 502).

werden wie die übrigen, sie schwankte um $\pm 0{,}5^0$. In der 1. Generation wurde ein ähnlicher Schaden erzielt wie in 35^0. Die Höchst- bzw. Durchschnittseizahl betrug nur 34 bzw. 8 Eier. Von den vorhandenen Weibchen legten 40% keine Eier mehr. Dagegen war es hier möglich, weitere Generationen zu züchten. In der 1. Generation ist die Entwicklung vom Ei bis zum Käfer in 66 Tagen beendet. In der 2. Generation schlüpfte der erste Käfer erst nach 113 Tagen. Noch auffälliger ist die Vergrößerung der Variationsbreite für das Schlüpfen der Käfer. In der 1. Generation schlüpften die Käfer innerhalb 18 Tagen, in der 2. innerhalb 30 Tagen. In der 2. Generation schlüpften anfangs nur Männchen und zum Schluß nur Weibchen. Die letzten Weibchen konnten nicht mehr befruchtet werden und legten deshalb keine Eier ab. Von den ersten Weibchen wurden hier im Durchschnitt 18 Eier abgelegt, also mehr als in der 1. Generation, wo die Zahl nur 8 betrug. Diese Tatsache, die auf einer starken Auslese beruht, wird weiter unten (S. 480) besprochen. Von diesen abgelegten Eiern entwickelten sich 55% bis zum Käfer. Da sich die Eiablage in dieser Generation 4 Wochen lang hinzog, wird die Variationsbreite des Schlüpfens in den folgenden Generationen noch größer werden. Gleichzeitig wurden Käfer der 2. Generation in das Optimum zurückgebracht, die dort ihre Eier ablegten. Hier kamen durchschnittlich 36 Eier zur Ablage, und auch ihr physiologischer Zustand hatte sich bedeutend gebessert. Die Vermehrungsziffer ist auf 12 gestiegen und kommt dem optimalen Wert von 25 näher als der Wert 4, der sich bei dem Verbleiben in 19^0 zeigte. Die Schädigung ist also relativ schnell behoben. In 22^0 machte sich im Laufe der Generationen eine Verzögerung der Entwicklungsdauer bemerkbar. So schlüpften die ersten Käfer in der 3. und 4. Generation erst nach 56 Tagen im Vergleich zu 46 Tagen in der 1. und 2. Generation. Die Verzögerung beträgt also 10 Tage. Die Eiproduktion dagegen wird nicht beeinträchtigt. Von den Weibchen der 4. Generation wurden höchstens 51 und durchschnittlich 42 Eier gelegt. Weibchen der gleichen Generation, die aber ins Optimum zurückgebracht wurden, legten als Höchsteizahl 57 und als Durchschnittseizahl 45 Eier. Die Vermehrungsziffern betrugen für die Weibchen mit dauerndem Aufenthalt in 22^0 13,4 und für die anderen 17. Ein Einfluß, der durch die Temperatur hervorgerufen wird, macht sich innerhalb von 4 Generationen kaum bemerkbar, und so wurde die Zucht nicht weitergeführt.

Aus den bisherigen Versuchen war zu schließen, daß bei einer Temperatur in der Nähe von 35^0 ein Aussterben innerhalb weniger Generationen erfolgen würde. Um die Grenze zu bestimmen, wurde eine Zucht in 33^0 angesetzt. Die Entwicklungszeiten änderten sich aber hier im Laufe der Generationen nicht. Dagegen machte sich ein Einfluß auf die Eiproduktion bemerkbar. In der 2. und 3. Generation wurden Weibchen in dieser Hinsicht in 33^0 und im Optimum untersucht. Werden die

Höchsteizahlen und der physiologische Zustand der abgelegten Eier verglichen, so ergeben sich folgende Zahlenverhältnisse (s. Tabelle).

		Höchsteizahlen	% der entwickelten Tiere
Optimum . . .	27°	72	75
2. Generation . .	33°	50	50
3. Generation . .	33°	21	13

In der 2. Generation wirkte sich der Schadfaktor noch nicht so stark aus, dagegen zeigte er in der 3. eine starke Wirkung. Die Weibchen legten fast nur taube Eier ab; so sank die Höchsteizahl auf 21, und die abgelegten Eier waren auch physiologisch schlecht. Es war also damit zu rechnen, daß diese Population bald aussterben würde. Leider sank infolge eines Versagens der elektrischen Schaltung die Temperatur in der nächsten Generation in dem Stadium der Puppe während der Zeit von 4 Tagen auf 21°—22°. So waren für die Ausbildung der Eianlagen bessere Bedingungen geschaffen, wie bei der Besprechung der Zucht aus 22° gezeigt ist. Dies wirkte sich dahin aus, daß die Weibchen Eier legten, von denen sich ein großer Prozentsatz entwickelte. Dieser Zwischenfall hat die Zucht also erheblich verbessert. Schon vor Beginn dieser Arbeit waren im Jahre 1933 Käfer in 31° gebracht und dort 53 Generationen gezogen worden. Von ihnen liegen die genauen Entwicklungszeiten der Generationen vor. Diese weichen kaum wesentlich voneinander ab. Sie schwanken innerhalb der einzelnen Generationen zwischen 21 und 25 Tagen. Diese Schwankungen ergeben sich aus geringen Temperaturabweichungen. So wechselten die Temperaturen zwischen 30,5° und 31,5°. Dieser Wechsel ist dadurch bedingt, daß die Zuchten häufiger in verschiedenen Brutschränken gezogen wurden, die nicht genau auf die gleiche Temperatur einreguliert waren.

Es sollen nun noch einige Bemerkungen angeknüpft werden, die sich im Laufe dieser Untersuchungen ergaben, und auf die bei ähnlichen Versuchen künftig geachtet werden muß. Anfangs wurden die Zuchten in 19° mit 100—200 Eiern angesetzt. Aus diesen entwickelten sich dann wenige Weibchen, die eine so große Variationsbreite zeigten, daß die Zucht nicht fortgeführt werden konnte. Meist waren keine Männchen vorhanden, wenn die letzten Weibchen schlüpften. Diese Tatsache wurde bei der oben besprochenen Zucht (S. 479) berücksichtigt. Von ihr wurde in der 1. Generation die Entwicklung nicht genau kontrolliert, so daß die Höchstwerte nicht zu erhalten waren. Die angeführten Höchstwerte für die Generation stammen alle aus anderen Zuchten. Diese letzte Zucht begann mit 1000 Eiern. Die gleiche Anzahl wurde in 22°, nicht aber in den übrigen Temperaturen angesetzt. Hier ist die Ausgangseizahl nicht festgestellt. Man muß also, um das Aussterben einer Population in verschiedenen Temperaturen vergleichen zu können, von einer möglichst hohen, aber gleichen Anzahl Eier ausgehen. In den folgenden Generationen müssen dann die Tiere gleich lange zur Eiablage angesetzt

werden. Es ergeben sich Unterschiede, ob man nur 24- oder 48stündige Eier benutzt oder die Gesamtzahl der entwicklungsfähigen Eier verwendet. Diese Betrachtungen, auf die Population von 19° angewandt, würde ergeben, daß sie schon in der 2. Generation ausgestorben wäre. Das ist aber bei einer großen Eizahl nicht der Fall. Deshalb wurde in dieser Zucht immer die Gesamtzahl der abgelegten Eier verwendet. Je größer nun die Ausgangseizahl überhaupt ist, desto länger wird es dauern, bis die Population ausgestorben ist. Die Wahrscheinlichkeit, daß physiologisch beste Weibchen darunter sind, wird größer, je größer die Zahl der Tiere ist. Diese aber sind, wie schon gesagt, lebensfähiger als die übrigen und werden sich am längsten am Leben erhalten können. Weiterhin ist aus den Versuchen über den langdauernden Temperatureinfluß zu ersehen, daß die Schadwirkung mit zunehmender Abweichung der Temperatur vom Optimum größer wird. Eine bestimmte Temperaturzone, in diesem Fall von 22°—31°, wirkt auch im Laufe der Generationen wenig schädigend. Die Sterblichkeit ist wohl etwas größer als im Optimum, aber die überlebenden Tiere sind kaum geschädigt, und ihre Vermehrungsfähigkeit liegt nur wenig unter der in optimaler Temperatur. Diese geringe Schadwirkung wird schon während einer Generation im Optimum behoben. Außerhalb dieser Temperaturzone aber ist die 1. Generation schon etwas geschädigt. Diese Schädigung verstärkt sich im Laufe der Generationen, so daß in 19° schon in der 2., in 33° in der 3. Generation erhebliche Schäden auftreten.

B. Sterblichkeit als Nachwirkung eines kurzdauernden Schadfaktors.

Der Schaden, der durch eine Dauerwirkung verursacht wird, läßt sich demnach an der Sterblichkeit, der Entwicklungsdauer, der Schlüpffolge innerhalb der einzelnen Stadien, der Eiablage und dem Verhalten der abgelegten Eier in der 2. Generation erkennen. Diese Symptome werden es auch sein, aus denen die Wirkung kurzdauernder, extremer Temperaturen zu ersehen ist. Wie schon im vorigen Kapitel angedeutet, läßt sich die Sterblichkeit am leichtesten erkennen, und diese Tatsache hat wohl dazu beigetragen, daß sie am häufigsten bisher beachtet wurde. Zu ihrer Darstellung sind uns mehrere Möglichkeiten gegeben. Man kann sie einfach als Gesamtsterblichkeit in Prozent angeben oder das tägliche Absterben in Form von Absterbeordnungen darstellen. Die Lebensweise des Bohnenkäfers bringt es aber mit sich, daß die Sterblichkeit in den Larvenstadien nicht täglich kontrolliert werden kann. So mußten die behandelten Versuche eine Zeitlang stehen bleiben. Waren während dieser Zeit keine Tiere mehr zur Entwicklung gekommen, so wurden sie als tot betrachtet. Ebenso war es nicht möglich, die Sterblichkeit während und nach der Behandlung getrennt zu beobachten. Die Sterblichkeit kann also hier nur in ihrer Gesamtheit betrachtet werden, eine Absterbeordnung nach Tagen kann nicht aufgestellt werden.

Im vorigen Kapitel wurde schon erwähnt, daß die Sterblichkeit, die in unbehandelten Zuchten auftritt, als gegeben angenommen und jeweils berücksichtigt werden muß. Um die Sterblichkeit in einer Zucht klären zu können, muß die Konstitution des Ausgangsmaterials vorher festgelegt sein. Janisch (1930) hatte gezeigt, wie schon geringe Unterschiede in der Elternpopulation genügen, um später bei gleicher Beeinflussung verschiedene Resultate zu erhalten. Das hier benutzte Ausgangsmaterial kann in dieser Hinsicht in seiner Zusammensetzung als gleichwertig angesehen werden, denn die Stammzuchten wurden immer unter den gleichen Bedingungen durchgeführt. Wenn sich trotzdem Unterschiede ergeben, so sind diese in der Auswahl der Tiere zu suchen. Beim Ansetzen der Versuche ist es niemals möglich gewesen, nur physiologisch beste Tiere auszuwählen. Um aber die arteigenen Werte zu erhalten, wären nur die physiologisch besten Tiere zu benutzen gewesen, denn je mehr schlechte Tiere in einer Population vorhanden sind, um so größer wird auch die Sterblichkeit sein, denn gerade die schwächeren sind es, die zuerst abgetötet werden. So mußten die Versuche mehrmals wiederholt werden, um jeweils die geringste Sterblichkeit bei einem Temperatureinfluß zu erhalten. Diese wurde dann in die Tabelle übernommen und die Kurven durch diese kleinsten Sterblichkeitswerte gelegt. Wenn dann trotzdem einzelne Punkte aus der Kurve herausfallen, so liegt dies daran, daß nicht immer die Höchstleistungswerte erreicht sind, sondern daß andere Schädigungen einwirkten oder nicht bestes Eimaterial vorlag. Hier wäre es möglich, auch diese Punkte durch wiederholte Versuche auf die Kurve zu bekommen. Aus Zeitmangel konnten diese oft nicht durchgeführt werden. Es genügt aber, wenn die Mehrzahl der Punkte von der Kurve erfaßt wird, um aus ihr die notwendigen Rückschlüsse zu ziehen.

1. Der Einfluß eines kurzdauernden Schadfaktors auf die Sterblichkeit der Jugendstadien.

Sobald die Mandibelspitzen erkennbar waren, wurden diese Eier herausgesucht und der betreffenden Temperatur eine bestimmte Zeit lang ausgesetzt. Alle jene Eier, die zu diesem Zeitpunkt noch nicht soweit entwickelt waren, wurden vernichtet. Bald stellte es sich heraus, daß die Sterblichkeit, besonders bei längerer Behandlung, recht erheblich war. So mußte von einer größeren Eizahl ausgegangen werden. Meist wurden in diesen Fällen 200, sonst 100, als Ausgangseizahl für einen Versuch angesetzt. In der Abb. 4 sind die Sterblichkeitskurven für dieses Stadium nach der Behandlung in 40° wiedergegeben. Auf der Waagerechten ist die Behandlungszeit in Stunden und auf der Senkrechten sind die entsprechenden Sterblichkeiten in Prozenten aufgetragen. Die 3 Kurven geben die Sterblichkeiten bis zum 3., 4. und 7. Stadium wieder. Vergleicht man diese 3 Kurven miteinander, so fällt sofort die Parallelität

auf. Sie sind nur jeweils um bestimmte Abstände verschoben. Das hat folgenden Grund: Im Optimum sterben während der Entwicklung bis zum Käfer 25%, die sich zu je 10% auf das vorembryonale und embryonale und zu 5% auf das larvale Stadium verteilen. Würde nun diese Sterblichkeit jeweils von der Sterblichkeit, die durch die Beeinflussung entsteht, abgezogen, so würden sich die Kurven in ihrem Verlaufe decken. Sie sind also nur um die Sterblichkeit, die auch im Optimum auftritt,

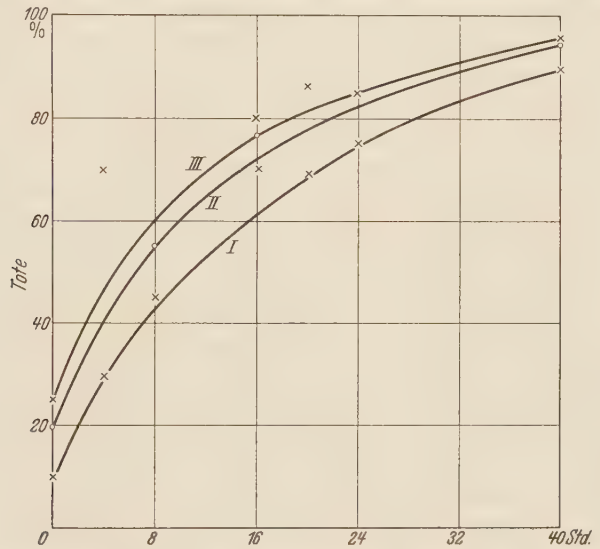

Abb. 4. Die Sterblichkeit bis zu den verschiedenen Stadien nach der Behandlung des Embryos in 40°. *I* Sterblichkeit bis zur Junglarve, *II* Sterblichkeit bis zur Larve I, *III* Sterblichkeit bis zum Schlüpfen.

verschoben. Der Einfluß, der durch die schädigenden Temperaturstöße erreicht wird, macht sich nur im folgenden Stadium, dem der Junglarve, durch eine zunehmende Sterblichkeit bemerkbar. Sobald dieses Stadium überwunden ist und das folgende erreicht wird, entwickeln sich die Tiere so weiter, als wenn sie unbehandelt wären. Eine Nachwirkung, ausgedrückt durch eine erhöhte Sterblichkeit in den späteren Stadien, tritt nicht mehr ein. Um den Einfluß, der durch einen Schadfaktor hervorgerufen ist, erkennen zu können, würde es also genügen, nur das folgende Stadium zu betrachten. Ebenso kann man aber ohne Bedenken von der gesamten Sterblichkeit bis zum Käfer ausgehen, da ja diese nur im behandelten Stadium zu bemerken ist. Bei den weiteren Ausführungen wird darum nur diese gesamte Sterblichkeit besprochen. Die Sterblichkeit wird durch die geringfügige Einwirkung einer 4stündigen Behandlung in 40° schon erheblich erhöht, steigt dann schnell an und erreicht nach 18stündiger Beeinflussung eine Sterblichkeit von 80%. Nach einer Behandlungszeit von 72 Stunden kam von 200 Ausgangseiern nur noch

1 Männchen zur Entwicklung, was als eine 100prozentige Sterblichkeit anzusehen ist.

Bei einer Behandlung in 10° lassen sich die gleichen Erscheinungen erkennen. Nur zeigt es sich, daß die Behandlung in 10° länger ausgedehnt werden muß, um die gleiche Sterblichkeit wie durch 40° zu erhalten. In 40° vermögen nur einige Tiere eine recht lange Behandlungszeit auszuhalten.

Die Junglarve konnte nicht eingehend behandelt werden. Schon recht bald war zu erkennen, daß trotz gleicher Behandlung die Sterblichkeit erheblich schwankte. Schon ein Altersunterschied von wenigen Stunden genügte, um die Sterblichkeit zu verändern. Die Zuchten brauchten nur einige Stunden später angesetzt zu werden, und der Einfluß der gleichen Temperatureinwirkung zeigte verschiedene Ergebnisse. Da auch innerhalb der Zuchten die Larven sich verschieden schnell entwickelten und so einen verschiedenen Entwicklungszustand aufwiesen, machten sich auch hier Unterschiede bemerkbar. Daß sich auch andere Insekten besonders zwischen dem vorembryonalen und embryonalen Stadium unterschiedlich verhielten, wurde von Geisthardt (1937) erwähnt. Er untersuchte den Einfluß von Kälte auf Wanzeneier und fand, daß solche, die ihre embryonale Entwicklung fast vollendet hatten, viel besser Kälte vertragen als gerade abgelegte Eier. Er sagt: „Der Embryo ist demnach in vorgerückter Entwicklung sehr viel weniger gegen Kälte empfindlich." Aus Zeitmangel konnte diese Frage beim Bohnenkäfer nicht näher berücksichtigt werden.

Nachdem im Optimum in den ersten Eistadien die schwächsten Tiere abgestorben sind, vermögen sich die übrigen ohne Sterblichkeit bis zum Schlüpfen des Käfers zu entwickeln. Hier hatte also schon eine Auslese stattgefunden, bevor die Versuche dem schädigenden Temperatureinfluß ausgesetzt waren. Diese Larven werden durch einen zeitlich gleichen Temperaturstoß kaum wesentlich verschieden beeinflußt. So sterben nach einer 6tägigen Behandlung in 40° 75%, in 10° 80—90% der Larven. Jetzt aber wirkt die kühle Temperatur stärker und nach 8tägiger Beeinflussung in 10° kommt kein Tier mehr zur Entwicklung, während durch 40° erst nach einer Behandlungszeit von fast 11 Tagen die 100%ige Sterblichkeit erreicht wird. Es werden also einzelne Tiere durch höhere Temperaturen weniger beeinflußt als durch unteroptimale. Durch eine Behandlung in 0° wird die Schadwirkung gegenüber 10° wesentlich verstärkt. Schon die geringe Einwirkung während 48 Stunden ruft eine Sterblichkeit von etwa 50% hervor. Nach 4tägiger Behandlung sind 90% tot, aber eine 100%ige Sterblichkeit wird erst durch eine 8tägige Einwirkung erhalten. Der größte Prozentsatz der Tiere scheidet also sehr schnell durch den Tod aus. Die wenigen Überlebenden erweisen sich dann als verhältnismäßig kräftig und können erst durch länger dauernde Temperatureinwirkungen geschädigt werden.

Zur Bekräftigung, daß sehr kurzfristige Einflüsse während der larvalen Entwicklung keinen merkbaren Einfluß ausüben, soll noch ein Zufallsergebnis angeführt werden. In einer Versuchsreihe, bei der die oben erwähnten Bedenken bei der Verwendung der Junglarve im Versuch fast ausgeschaltet waren, und die, wie üblich, in 40° und in 10° behandelt war, hatten sich die Larven voll eingebohrt. Zu diesem Zeitpunkt versagte die Regulierung der Heizung, und die Versuche wurden während einer Nacht ein 2. Mal einer extremen Temperatur ausgesetzt, die bis auf 48,7° anstieg. Trotzdem wurde die Zucht bis zur Entwicklung der Käfer weitergeführt. Hierbei ergab sich, daß die Sterblichkeit in allen Fällen von der gleichen Größenordnung war, so daß der 2. Temperaturstoß keine wesentliche Nachwirkung hatte.

2. Der Einfluß eines kurzdauernden Schadfaktors auf die Sterblichkeit in den späteren Stadien.

Im Puppenstadium konnten die Versuche nicht mehr gleichzeitig angesetzt werden, denn es machte sich hier ein Entwicklungsunterschied zwischen den Männchen und Weibchen bemerkbar. Die Männchen gebrauchten zu ihrer Entwicklung eine etwas kürzere Zeit, so daß unter den ersten Puppen fast ausschließlich Männchen waren. In den folgenden Tagen nahm die Zahl der weiblichen Puppen immer mehr zu, und zum Schluß waren fast ausschließlich Weibchen vorhanden. Dieser Unterschied in der Entwicklungsdauer wurde in den späteren Stadien noch deutlicher, so daß er auch hier beim Ansetzen berücksichtigt werden mußte. So wurden die Zuchten geteilt und Puppen von mehreren Tagen gemischt. Eine Population von 40 Tieren wird am besten wie folgt zusammengesetzt: 10 Tiere stammen vom 1. Tage, 20 vom 2. und die letzten 10 vom 3. Tage. Alle zusammen wurden als eine Population betrachtet.

Tabelle 2. Prozent Sterblichkeit in 27° nach der Behandlung als Puppe in verschiedenen Temperaturen.

Temperatur	Sterblichkeit	Dauer der Behandlung in Tagen									
		1	2	3	4	6	8	12	14	21	35
40°	als Puppe	0	2,5	16,3	20,0	—	—	—	—	—	—
	bis zum Schlüpfen	7,0	16,0	70,0	97,5	—	—	—	—	—	—
10°	als Puppe	0	0	0	—	—	0	—	36,0	55,0	64,3
	bis zum Schlüpfen	0	0	0	—	—	0	—	50,0	62,5	71,8
0°	als Puppe	0	5,0	12,0	—	27,3	66,0	84,8	—	—	—
	bis zum Schlüpfen	12,5	15,5	28,0	—	59,2	93,2	97,8	—	—	—

Die Werte für die Sterblichkeit im Puppenstadium sind aus Tabelle 2 zu entnehmen. Sie geben die Sterblichkeit nach der Behandlung in 40°,

10° und 0° wieder. In der 1. waagerechten Spalte sind die Zeiten der Behandlung in Tagen eingetragen. Unter jedem Tag findet sich die Zahl der gestorbenen Tiere in Prozenten, dabei ist zwischen der Sterblichkeit als Puppe und der bis zum Schlüpfen des Käfers zu unterscheiden. Die Striche in der Tabelle geben an, daß keine Versuche ausgeführt sind. Die 100%ige Sterblichkeit wurde nicht erreicht. Bei den früheren Stadien war die Sterblichkeit, die durch eine Behandlung von 40° und 10° eintrat, bei gleichen Behandlungszeiten fast gleich, doch jetzt bei der Puppe ergeben sich beträchtliche Unterschiede. Nach einer 4tägigen Behandlung in 40° verließen nur noch 2,5% der behandelten Tiere die Puppenwiege. Dagegen wurde eine Beeinflussung von 8 Tagen in 10° noch ausgehalten, ohne daß eine einzige Puppe starb. Erst dann setzte hier die Sterblichkeit allmählich ein, nach 35tägiger Behandlung entwickelten sich noch fast 30% aller Tiere. Die Wirkung, die durch 0° erzielt wird, tritt ebenfalls nicht so stark in Erscheinung wie die durch 40°. Nach einer Behandlung von 12 Tagen in 0° starben 97,8%, während dieser Prozentsatz durch 40° schon nach 4tägiger Einwirkung erreicht wird. Es ist also bei den Puppen mehr als eine doppelt so lange Behandlungszeit in 0° notwendig, um die gleiche Sterblichkeit hervorzurufen.

Das Absterben, das durch kurzfristige Temperaturstöße verursacht wird, erfolgt in den ersten Jugendstadien nur im behandelten Stadium. Alle Tiere, die das nächste Stadium erreichen, vollenden ihre Entwicklung bis zum Käfer. Nach der Behandlung der Puppe dagegen verhalten sich die Tiere recht unterschiedlich. Selbst nach einer 4tägigen Behandlung in 40° entwickelten sich noch 80% der Puppen zum Jungkäfer, starben dann aber bis auf 2,5% ab. Durch die Beeinflussung in 10° aber stirbt, wenn der Schaden erst einmal eingesetzt hat, ein großer Prozentsatz schon im Stadium der Behandlung, und nur verhältnismäßig wenige sterben im weiteren Verlauf der Entwicklung. Ähnlich, aber durch die größere Schadwirkung verstärkt, liegen die Verhältnisse für 0°, doch kommen sie bei einer Behandlung von 1—2 Tagen denen von 40° nahe. Dieser Unterschied der Wirkung über- und unteroptimaler Temperaturen deutet auf verschiedene zytoplasmatische Vorgänge hin, die durch Wärme und Kälte in den Zellen eintreten und dann zum Tode führen. Nehmen wir mit Janisch an, daß es sich bei der Wärmewirkung um Koagulationen, bei der Kältewirkung um Dehydratationen handelt, so würden die Zahlen in Tabelle 2 besagen, daß Dehydratationen den Entwicklungsgang schneller sistieren als Koagulationen, die sich erst langsam auswirken. Der praktische Erfolg aber ist in allen Fällen gleich: Je länger eine Schadtemperatur einwirkt, um so mehr Tiere sterben dann auch im Optimum noch ab.

Zu einem ähnlichen Ergebnis wie bei der Puppe kommt man auch beim Jungkäfer. Gegenüber 0° verhält sich der Jungkäfer ähnlich, nur ist eine etwas längere Behandlungszeit notwendig, um die gleiche Prozent-

zahl von Tieren zu vernichten. In 10° sind 50% der Tiere nach einer 16tägigen Behandlung der Puppe gestorben, der Jungkäfer aber muß zur Erreichung der gleichen Sterblichkeit 29 Tage diesem Schadfaktor ausgesetzt werden, also fast doppelt so lange. In 40° starb der Jungkäfer bei kurzfristigen Behandlungszeiten nicht ab, sondern nach 3tägiger Einwirkung waren sämtliche Käfer schon in 40° geschlüpft. Aus diesem Grunde sind die Versuche hier abgebrochen worden, da sie sich teilweise mit den Ergebnissen decken, die bei der Beeinflussung der Käfer erzielt sind, und die in einem anderen Zusammenhang (S. 508) besprochen werden.

Kurz soll nun noch einiges über das Verhältnis der Männchen und Weibchen zueinander gesagt werden. Im Optimum ist in allen Populationen das Verhältnis 1 : 1. Dieses Verhältnis blieb auch in den weniger lange behandelten Zuchten erhalten. Bei sehr starken Temperatureinflüssen aber kamen nur Männchen zur Entwicklung. So waren die 3,5%, die sich nach 4tägiger Behandlung in 40° entwickelten, nur Männchen. Nach 80stündiger Behandlung waren noch gleich viele Männchen und Weibchen vorhanden. Die wenigen Tiere, die sich nach 8- bzw. 12tägiger Beeinflussung in 0° noch entwickelten, waren ausschließlich Männchen. Die Überlebensfähigkeit der Männchen scheint also größer zu sein. Diese Frage wird in einem späteren Kapitel (S. 517) eingehender behandelt werden.

Betrachtet man den Einfluß der Temperaturstöße in seiner Wirkung auf die Sterblichkeit, so ergeben sich innerhalb der verschiedenen Entwicklungsstadien und der verschiedenen Temperaturen beträchtliche Unterschiede. Kurzfristige Einflüsse von 1—2 Tagen, mit Ausnahme des embryonalen Stadiums, stimmen in ihrer Wirkung ziemlich gut überein. Je länger nun die Temperaturstöße werden, um so unterschiedlicher ist die Wirkung der einzelnen Temperaturen auf die verschiedenen Entwicklungsstadien. Es muß die Einwirkung der unteroptimalen Temperaturen von der der überoptimalen Temperatur unterschieden werden. Außerdem muß berücksichtigt werden, daß in den Jugendstadien im Optimum schon eine bestimmte Sterblichkeit vorhanden ist. So hat, wenn man von einem späteren Stadium ausgeht, schon vorher eine Auslese stattgefunden, bevor die Tiere überhaupt der Temperaturwirkung ausgesetzt wurden. Diese besseren Tiere müssen sich dann auch anders verhalten, und so ergeben sich in den Jugendstadien beim Wiederholungsversuch häufiger Differenzen als in den späteren Stadien, denn in den letzten ist die Gewähr, nur einheitliches Tiermaterial zu haben, viel größer.

Um bei einer Behandlung in 10° die gleiche Wirkung auf den verschiedenen Stadien zu erzielen, muß die Dauer des Temperaturstoßes zunehmen, je weiter das Tier in seiner Entwicklung fortgeschritten ist. Um 50% des Ausgangsmaterials abzutöten, genügt im embryonalen

Stadium schon eine Behandlung von 6 Stunden. Im larvalen Stadium vergrößert sie sich auf 4 Tage und im Stadium der Puppe, bzw. des Jungkäfers sind 10, bzw. 30 Tage nötig, um die gleiche Schädigung zu erreichen. Ähnlich liegen die Verhältnisse für 0°. Auch hier wird mit fortschreitender Entwicklung eine längere Behandlungszeit benötigt, um die gleiche Prozentzahl von Tieren zum Absterben zu bringen. Jedoch wirkt der Einfluß von 0° in allen Fällen stärker. Besonders bei der Behandlung der Puppe und des Jungkäfers macht sich dies bemerkbar. Während bei der Behandlung der Puppe von 8 Tagen in 10° noch kein Tier gestorben ist, sind bei der Behandlung in 0° schon 70—80% getötet. Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Jungkäfer. Wenn nach dem Einfluß von 10° die ersten sterben, sind bei gleicher Behandlungszeit in 0° schon über 70% tot. So scheinen zunächst die jüngsten Entwicklungsstadien „empfindlicher" zu sein, als die späteren. Wird nun auch die Behandlung in 40° hinzugezogen, so ändert sich das Bild vollkommen. Bei einer 3tägigen Behandlung im embryonalen Stadium sind fast sämtliche Tiere getötet, dagegen sind im larvalen nur etwa 25% tot. Im Puppenstadium aber steigt die Sterblichkeit wieder sehr stark an und erreicht bei 3tägiger Einwirkung einen Wert von 70%, während der Jungkäfer durch eine 3tägige Behandlung in bezug auf die Sterblichkeit überhaupt nicht beeinflußt wird und 100%ig geschlüpft ist. Hier liegt also ein beträchtlicher Unterschied im Verhalten der einzelnen Stadien vor. Bei einer Behandlung in 40° scheint es also 2 „empfindliche Stadien" zu geben. Diese Ergebnisse sollen in einem späteren Kapitel (S. 516) eingehender besprochen werden.

C. Die Entwicklungsdauer als ein Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses.

1a. Der Einfluß eines kurzdauernden Schadfaktors auf die Larve bei einer Behandlung in 40°.

Neben der Sterblichkeit ist die Entwicklungsdauer ein Maßstab für den Schadfaktor, der durch einen Temperatureinfluß verursacht wird. In der Natur entwickeln sich nicht alle Tiere gleichmäßig, sondern es besteht ein großer Unterschied in der Schnelligkeit. Die physiologisch besten Tiere entwickeln sich dabei am schnellsten, die weniger guten bleiben in ihrer Entwicklung immer weiter zurück und sterben meist ab, ohne die gesamte Entwicklung durchgemacht zu haben. Janisch (1930) fand, daß manche Einzeltiere nach einer Schädigung sehr lange in ihrem Entwicklungsstadium verharrten, sie nahmen keine Nahrung auf und zeigten sich in ihren Lebensäußerungen recht träge, schließlich starben sie doch ab. Nicht die Mittelwerte sind für die Leistungsfähigkeit einer Tierart maßgebend, sondern die wenigen Tiere, die sich in der kürzesten für die gegebene Umwelt möglichen Zeit entwickeln. Sie geben dann

auch den Einfluß eines Schadfaktors wieder. Daneben kann aber auch die Schädigung der gesamten Population mit herangezogen werden. Diese läßt sich am besten an der Variationsbreite erkennen, d. h. am Schlüpftermin des ersten und letzten Tieres. Janisch (1933a) stellte schon fest, daß ein geringer Schadeinfluß die schwächeren Tiere so beeinflußt, daß sie die Variationsbreite stark vergrößern. Die tägliche Beobachtung der gehäuteten bzw. geschlüpften Tiere läßt sich durch Schlüpffolgekurven darstellen (Abb. 5, 6). Bei ihnen werden auf der Waage-

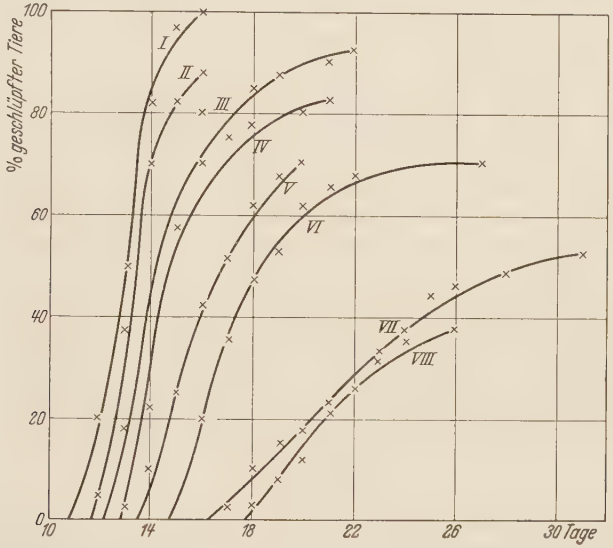

Abb. 5. Schlüpffolge der Puppen nach der Behandlung der Larve I in 40°. *I* Optimum, *II* 24 Std.-Behandlung, *III* 32 Std.-Behandlung, *IV* 48 Std.-Behandlung, *V* 72 Std.-Behandlung, *VI* 96 Std.-Behandlung, *VII* 128 Std.-Behandlung, *VIII* 144 Std.-Behandlung.

rechten die Tage und auf der Senkrechten die pro Tag geschlüpften Tiere in Prozenten aufgetragen. Dann braucht der Beginn des Schlüpfens nicht genau festzuliegen, sondern er läßt sich durch graphische Interpolation ermitteln, wie es zum ersten Male von Maercks (1933) bei *Habrobracon juglandis* Ashmead durchgeführt wurde.

Wie schon in der Einleitung angedeutet ist, war anzunehmen, daß durch eine Behandlung in einer nicht optimalen Temperatur eine Entwicklungsverzögerung eintrat. Diese mußte sich besonders stark in der Entwicklung des behandelten Stadiums ausprägen. Es fragte sich aber, ob diese Verzögerung auch in den späteren Stadien zu bemerken ist. Diese Frage läßt sich beim Bohnenkäfer am leichtesten durch die Behandlung der Larve I beantworten, denn die sich entwickelnde Puppe ist leicht zu erkennen. Außerdem sind dann noch 2 weitere Stadien vorhanden, in denen die Nachwirkung geprüft werden kann. So soll zunächst

der Einfluß der Temperaturstöße von 40°, 10° und 0° auf das larvale Stadium besprochen werden. An diese Erörterungen wird dann die Nachwirkung auf die übrigen Stadien angeknüpft.

Abb. 5 gibt die Schlüpffolge der Puppen nach der Behandlung der Larve I mit 40° wieder. Die einzelnen Kurven stellen die Schlüpffolge für die verschiedenen Behandlungszeiten dar. Die Bezeichnung der Schlüpftage zählt vom Beginn der Larve I ab, so daß am ersten Tage die Larve I ausgebildet war. Für die Darstellung gibt es zwei verschiedene Möglichkeiten. Die eine berücksichtigt nur die entstandenen Puppen. Diese Zahl wird gleich 100 gesetzt, und die täglich geschlüpften Tiere werden in Prozenten berechnet. Die andere enthält noch die Sterblichkeit. Bei ihrer Berechnung wird die Zahl der Ausgangstiere zugrunde gelegt, wie es in Abb. 5 geschehen ist. Hier brechen die Kurven plötzlich ab, und die an 100% fehlenden Prozente geben die jeweilige Sterblichkeit wieder.

Im Optimum ist die 1. Puppe nach etwa 10,6 Tagen entwickelt; dies ist die kürzeste Entwicklungszeit von der Larve I bis zur Puppe und wird deshalb als der zu erreichende Höchstleistungswert betrachtet. Nach einer Behandlung in 40° wird dieser Höchstwert aber niemals wieder erreicht. Schon der geringe Einfluß einer 24stündigen Einwirkung ruft eine Verzögerung in der Entwicklung von einem Tag hervor. Mit zunehmender Behandlungszeit wird sie immer größer. So schlüpft die 1. Puppe nach einer 6tägigen Behandlung erst nach ungefähr 17,5 Tagen. Sie ist also um fast 7 Tage gegenüber dem Optimum verzögert. Dabei ist aber zu bedenken, daß die Behandlungszeit in 40° in diesen Entwicklungszeiten enthalten ist. Zieht man sie von der gesamten Entwicklungsdauer ab, so ergeben sich bei kurzfristigen Behandlungszeiten Werte, die mit dem optimalen fast vollkommen übereinstimmen. So kommt die 1. Puppe nach 4tägiger Behandlung nach 14,5 Tagen gegenüber 10,5 Tagen im Optimum zur Entwicklung, so daß sie in 27° in beiden Fällen 10,5 Tage zu ihrer Entwicklung benötigt. Erst eine stärkere Beeinflussung ruft dann eine geringe Verzögerung hervor, die auch in der Entwicklungszeit der Puppe in 27° zum Ausdruck kommt. Es erweckt also den Anschein, als ob während der Behandlung ein gewisser „Stillstand" der Entwicklung eingetreten sei. Ähnliches fand Hase (1928) bei der Entwicklung von Mehlmotteneiern nach der Behandlung in tiefen Temperaturen. Die Eier brauchten 4 „Bebrütungstage", ehe die Raupen schlüpften; dabei wird als „Bebrütungstag" der Aufenthalt in der optimalen Temperatur angesehen. Es war nun ganz gleich, wann und wie lange die Eier einer kühlen Temperatur ausgesetzt waren, diese 4 „Bebrütungstage" waren immer nötig. Die Feststellung, daß die gleiche Erscheinung auch in 40° eintritt, zeigt, daß es sich bei dem sog. „Entwicklungsnullpunkt", der bei der Diskussion um das Wesen der Temperaturabhängigkeit eine so große Rolle gespielt hat, gar nicht um eine

besondere Eigenschaft bei tiefen Temperaturen handelt, sondern daß an beiden Lebensgrenzen der Temperaturskala die gleichen Erscheinungen auftreten.

Ein ganz anderes Bild ergibt sich, wenn man die gesamte Population betrachtet und zu diesem Zweck die Variationsbreite zu Rate zieht. Wie sich die Variationsbreite gleichzeitig mit der Sterblichkeit ändern kann, ist von Janisch (1935) gezeigt. Er weist dort (Abb. 3, S. 51) auf 2 verschiedene Möglichkeiten hin. Bei *Cimex lectularius* steigt die Variationsbreite mit zunehmender vorimaginaler Sterblichkeit bis zu einer bestimmten Höhe an, um dann wieder allmählich abzusinken. Bei *Pieris brassicae* dagegen schwankt die Kurve. Hier steigt die Variationsbreite anfangs etwas, fällt aber wieder bei einer bestimmten Sterblichkeit, um gleich darauf wieder einen allmählichen Anstieg zu erfahren. Dieses Auf- und Absteigen wiederholt sich mehrere Male. Für den Bohnenkäfer sind nun die Variationsbreiten in Tagen für die einzelnen Versuche berechnet. Dabei sind 2 verschiedene Fälle unterschieden: 1. 30% der gesamten Tiere sind geschlüpft, 2. alle Tiere sind zur Entwicklung gekommen.

	Dauer der Behandlung in Stunden							
	0	24	32	48	72	96	128	144
1.	1,8	1,4	1,5	1,4	1,6	2,0	5,8	6,0
2.	5,0	4,4	10,0	8,1	6,8	12,5	14,5	8,5

Im ersteren Falle werden also nur die Puppen erfaßt, die sich am schnellsten entwickelt haben, während im zweiten sämtliche geschlüpften Puppen verglichen werden. Im Falle 1 behält die Variationsbreite bis zu einer 96stündigen Behandlung fast die gleiche Größenordnung. Bis zu dieser Behandlungszeit sind nach ungefähr 2 Tagen die 30% der Puppen geschlüpft. Erst mit zunehmender Beeinflussung steigt die Variationsbreite an. Sie hat nach 128stündiger Einwirkung den Wert von 5,8 Tagen erreicht. Damit sind dann auch schon verhältnismäßig gute Tiere von dem Schadfaktor ergriffen und vergrößern so die Variationsbreite. Das richtige Bild erhält man aber erst, wenn die Variationsbreite verglichen wird, nachdem sämtliche Tiere geschlüpft sind.

Man sieht dann, daß die Variationsbreite ähnliche Schwankungen erfährt, wie oben der erwähnte Fall von *Pieris*. Im Optimum beträgt die Variationsbreite 5 Tage. Dadurch, daß bei 24stündiger Behandlung die schwächsten Tiere absterben, nimmt die Variationsbreite etwas ab. Wird nun der Temperaturstoß stärker, so steigt die Variationsbreite auf 10 Tage an. Die schwächeren Tiere werden in ihrer Entwicklung verzögert. Bei 72stündiger Behandlung sind 30% der Tiere gestorben, die Variationsbreite beträgt aber nur 6,8 Tage. Allmählich sind die schwächeren Tiere durch den Tod ausgeschieden und gleichzeitig hat sich die

Variationsbreite wieder verkürzt. Bei 96stündiger Einwirkung sind auch nur 30% gestorben, dafür ist die Variationsbreite auf 12,5 Tage gestiegen. Die Schädigung der aus dem vorigen Versuch überlebenden Tiere zeigt sich nun nicht durch erhöhte Sterblichkeit, sondern vielmehr als Entwicklungsverzögerung. Dann aber erfolgt durch eine Behandlung von 6 Tagen erneut eine erhebliche Sterblichkeit, während die Variationsbreite gleichzeitig sinkt. So wird bei einer Verlängerung des Temperatureinflusses einmal die Sterblichkeit, zum anderen die Entwicklungsdauer

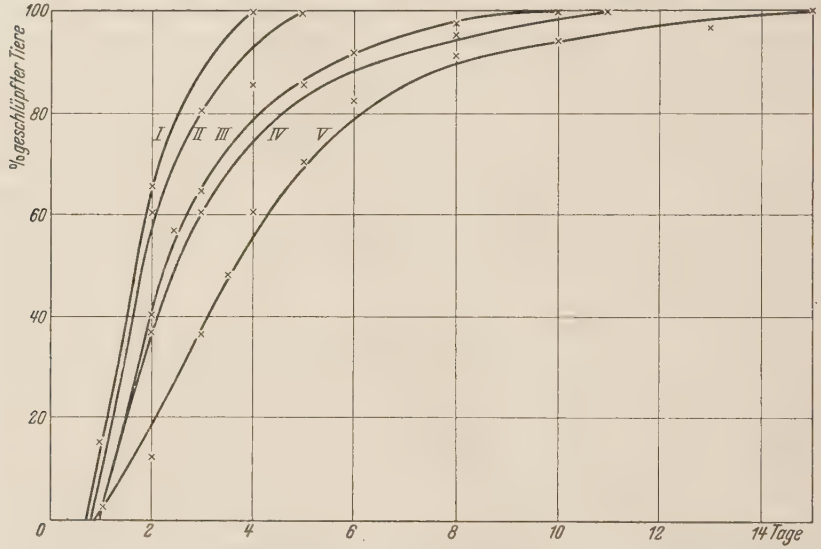

Abb. 6. Schlüpffolge der Käfer nach der Behandlung der Larve I in 40°. *I* Optimum, *II* 24 Std.-Behandlung, *III* 32 Std.-Behandlung, *IV* 48 Std.-Behandlung, *V* 104 Std.-Behandlung.

beeinflußt. Bei der Einwirkung auf die Entwicklungsdauer kann die Sterblichkeit etwas abnehmen, sinkt sie aber stärker, so ist damit eine Verkürzung der Variationsbreite verbunden. Zusammenfassend kann also gesagt werden: Die schwächsten Tiere sterben schon durch geringe Temperatureinflüsse ab. Je stärker nun die Einwirkung wird, desto mehr macht sich der Einfluß auch auf die besseren Tiere bemerkbar. Die physiologisch besten Tiere werden erst durch sehr langandauernde Behandlungen geschädigt.

Es fragt sich nun, ob dieser Schadfaktor auch auf die weiteren Stadien übergreift, oder ob die Tiere imstande sind, diesen im Laufe der Entwicklung auszugleichen. In Abb. 6 ist die Schlüpffolge der Käfer aufgezeichnet, nachdem die Larve I durch 40° beeinflußt war. Die Bezeichnung der Tage zählt vom Beginn des Schlüpfens an. Hier tritt das Verhalten der physiologisch besten und das der schlechtesten noch deutlicher zutage. Die kürzesten Entwicklungszeiten liegen für alle

Käfer aus den verschiedenen Versuchen gleich. Sie entsprechen dem optimalen Wert, jedoch sind in den Versuchen aus optimalen Bedingungen am 1. Tage 15% aller Tiere geschlüpft, während zu gleicher Zeit aus den behandelten Versuchen nur wenige Prozent zur Entwicklung kommen. Die Tiere, die bei stärkerer Behandlung in ihrer Entwicklung im Puppenstadium etwas verzögert waren, haben diese Entwicklungsverzögerung voll ausgeglichen, so daß kein Unterschied mehr zwischen kurz- und langfristig behandelten Tieren besteht. Wie nun aus dem Kurvenverlauf weiter zu sehen ist, gehen die Kurven mit zunehmender Behandlungszeit weiter auseinander, so daß das Schlüpfen der letzten Tiere bei längsten Behandlungszeiten recht stark verzögert ist. Auf die etwas schwächeren Tiere macht sich also der Schadeinfluß recht bald bemerkbar. Diese Verzögerung der Entwicklungsdauer drückt sich aber auch in der Variationsbreite aus. Sie beträgt im Optimum etwa 3,3 Tage, durch eine Behandlung von 24 Stunden erhöht sie sich auf 4,5 Tage, um dann bei stärkeren Einflüssen sehr schnell und stark anzusteigen. Nach einer 32stündigen Behandlung hat die Variationsbreite einen Wert von 9,2 Tagen erreicht, der dann bei den übrigen Behandlungszeiten fast erhalten bleibt. Sie vergrößert sich bis auf 14 Tage bei einer 104stündigen Behandlung.

Ein schädigender Einfluß, der im larvalen Stadium gewirkt hat, macht sich auch noch im späteren Leben bemerkbar. Wenn auch in der Zwischenzeit die schwächsten Tiere gestorben sind, so kommt die Nachwirkung bei den überlebenden doch noch zum Ausdruck. Die physiologisch besten Tiere vermögen wohl noch Höchstleistungen zu vollbringen, in der gesamten Population zeigt sich aber der Schadeinfluß deutlich. Je stärker er nun die Population trifft, um so stärker wird die Reaktion darauf, wie sich dies in der Verlängerung der Variationsbreite gezeigt hat.

1b. Die Entwicklungsdauer als Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses auf die Larve bei einer Behandlung in unteroptimalen Temperaturen.

Die gleiche Erscheinung, wie sie sich bei einer Behandlung in 40° ergeben hat, zeigt sich auch für die Einwirkungen in 10°. Auch hier entsprechen die kürzesten Entwicklungszeiten nach einer Behandlung wieder dem Wert, der unter optimalen Bedingungen erreicht wird. Dann jedoch zeigt sich für jeden Versuch ein gewisser Unterschied. Auch hier läßt sich an Hand der Variationsbreite der Schadfaktor, der durch eine Temperatureinwirkung erzielt ist, ermitteln. So beträgt die Variationsbreite bei 52stündiger Behandlung 5,3 Tage, gegenüber 3,3 Tagen von der im Optimum. Bei stärker werdender Beeinflussung werden nur die schwächeren Tiere geschädigt, während die besseren keine Wirkung zeigen. So schlüpft nach 72stündiger Behandlung das

letzte Tier nach 12 Tagen. Bei noch stärkerer Beeinflussung geht die Variationsbreite wieder zurück und erreicht bei einer 120- bzw. 144-stündigen Behandlung fast den optimalen Wert von 3,5 Tagen. Betrachtet man nun einmal an den ersten beiden Tagen die prozentuale Menge der geschlüpften Käfer, so ergeben sich folgende Verhältnisse: Am 2. Tage sind in der optimalen Zucht 65% geschlüpft, in den Zuchten, die einer 52- bzw. 72stündigen Behandlung ausgesetzt waren, sind aber erst 27% bzw. 29% zum Schlüpfen gekommen. Dieser Wert nimmt nun bei weiterer Behandlung zu und liegt bei einer Behandlungszeit von 144 Stunden bei 75% und damit über dem optimalen Wert. Es scheint fast so, als ob die Tiere, die einem starken Temperatureinfluß ausgesetzt waren, sich besser entwickeln als die unter optimalen Bedingungen. Dieser Trugschluß findet seine Erklärung, wenn auch die Sterblichkeit betrachtet wird. Anfangs ist diese sehr gering. Der ganze Einfluß wirkt sich in einer Verlängerung der Variationsbreite aus, d. h. die schwächeren Tiere werden in ihrer Entwicklungsdauer stärker geschädigt. Sobald diese aber durch den Tod ausscheiden, nimmt die Variationsbreite ab. Die Überlebenden zeigen nun nicht mehr in der Dauer ihrer Entwicklung den Einfluß eines Schadfaktors, sondern allein durch die Sterblichkeit. Die jeweils schlechtesten Tiere sterben ab und die wenigen, die noch am Leben sind, schlüpfen in einer verhältnismäßig kurzen Zeit, so daß sie den Anschein erwecken, als ob sie mit zunehmender Behandlung weniger geschädigt werden. Hier ergibt sich ein Unterschied gegenüber der Behandlung in 40°. Während dort die besseren Tiere durch stärkere Einwirkungen auch in ihrer Entwicklungsdauer beeinflußt werden, sind in 10° diese Tiere nicht in der Entwicklungsdauer geschädigt, sondern der Schadfaktor macht sich allein in der Sterblichkeit bemerkbar. Die Schadwirkung durch 10° ist also relativ nicht so stark wie durch 40°.

Der Einfluß, der durch eine Behandlung in 0° erreicht wird, macht sich auch in den kürzesten Entwicklungszeiten bemerkbar. Diese werden mit zunehmender Behandlung größer und erreichen gegenüber der in 40° viel höhere Werte. So schlüpft das letzte Tier bei einer Behandlung in 0° nach 22 Tagen, im Vergleich zu 20 Tagen bei einer solchen in 40°. Wird auch hier die Behandlungszeit von der kürzesten Entwicklungszeit abgezogen, so sieht man, daß schon die kurzfristigen Einwirkungen später eine Verzögerung hervorrufen, die dann mit zunehmenden Schädigungen größer wird. Es kann also nicht „ein Stillstand" bei der Behandlung geherrscht haben, sondern der Organismus muß geschädigt sein, denn es ist jetzt ein längeres Verweilen im Optimum nötig, bis das 1. Tier zum Schlüpfen kommt.

Die Wirkung auf die gesamte Population bei 0° läßt sich wieder an der Variationsbreite erkennen. Dabei ist die Variationsbreite berechnet: 1. nachdem 20% der Tiere geschlüpft sind, und 2. ist der Wert für die Gesamtheit aller geschlüpften Tiere festgestellt. Im 1. Falle nimmt die

Variationsbreite mit zunehmender Behandlungszeit zu. Sie beträgt im Optimum 0,6 Tage, steigt dann auf 1,8 Tage nach 48stündiger Behandlung und erreicht den höchsten Wert von 4,4 Tagen nach einer 72stündigen Einwirkung. In diesem Verhalten ähnelt sie der Behandlung in 40^0, jedoch sind schon hier die Variationsbreiten bei einer Behandlung in 0^0 stärker verzögert als bei der gleichen Behandlungszeit in 40^0. Bei der Betrachtung der gesamten Variationsbreite ergibt sich ein ähnliches Schwanken wie bei der Behandlung in 40^0. Von einer allgemeinen Variationsbreite von 5 Tagen im Optimum steigt sie auf 6,8 Tage bei 32stündiger Einwirkung. Mit stärker werdendem Einfluß sinkt sie auf 4,7 Tage mit gleichzeitig zunehmender Sterblichkeit. Danach verzögert sich die Entwicklung der schwächsten Puppen wieder und damit wird die Variationsbreite vergrößert. Schließlich beträgt sie nach 5tägiger Behandlung nur 2,8 Tage und ist damit kleiner als im Optimum. In diesem Falle kommen aber nur 8% der Puppen zur Entwicklung, und diese wenigen schlüpfen innerhalb weniger Tage.

Die Entwicklung der behandelten Zuchten ging im Optimum weiter, und es wurde nun die Schlüpffolge der Käfer für die gleichen Zuchten festgestellt. Die kürzesten Entwicklungszeiten haben wieder die gleiche Größenordnung, jedoch ist der prozentuale Anteil der geschlüpften Tiere am 1. Tage in allen Zuchten verschieden. Im Optimum sind am 1. Tage 15% aller Tiere geschlüpft. Dieser Prozentsatz sinkt bei einer 24stündigen Behandlung auf 3% und steigt jetzt mit zunehmender Behandlung wieder an. Er erreicht bei einer 80stündigen Einwirkung einen Wert von 29%, der damit über dem optimalen liegt. Je langfristiger die Beeinflussung wird, um so größer wird am ersten Schlüpftage die Prozentzahl der geschlüpften Tiere. Diese Erscheinung stimmt mit den Beobachtungen in 10^0 überein. Die schwächeren Tiere werden jedoch durch die Einwirkung von 0^0 stärker geschädigt. Die Variationsbreite hat den geringsten Wert im Optimum, er beträgt 3,3 Tage. Dieser Wert wird in den behandelten Zuchten nicht wieder erreicht. Durch eine geringe Einwirkungszeit wird die Variationsbreite vergrößert. Sie steigt auf 6,2 Tage bei einer 24stündigen Behandlung, sinkt wieder auf 4,5 Tage nach einer 48stündigen Behandlungszeit, um dann erneut wieder einen höheren Wert, den von 7,5 Tagen bei einer 72stündigen Beeinflussung anzunehmen, und schließlich sind bei einer 80stündigen Einwirkung sämtliche Tiere innerhalb von 5 Tagen geschlüpft. Diese Schwankungen lassen sich, wenn auch die Sterblichkeit betrachtet wird, folgendermaßen erklären: Zunächst werden allein die schwächsten Tiere geschädigt. Diese Schädigung bewirkt eine Verzögerung in der Entwicklung. Sobald diese abgestorben sind, vermindert sich die Variationsbreite. Später greift der Schadfaktor auch auf die weniger guten Tiere über, und die Verzögerung der Entwicklung und das spätere Absterben der Tiere wiederholen sich. Hier bleiben die besten Tiere bei langfristiger Behandlung

ungeschädigt und bewirken so den scheinbar besseren physiologischen Zustand. Dabei ist zu beachten, daß nur wenige Tiere diesen Schadfaktor überstehen. Diese wenigen schlüpfen dann in verhältnismäßig kurzer Zeit.

2. Die Entwicklungsdauer als Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses auf die übrigen Stadien.

In ähnlicher Weise wurden auch die übrigen Stadien beeinflußt und der Schadfaktor bei ihnen festgestellt. Die 1. Puppe — vom Beginn der Mandibelbildung an gerechnet — schlüpft im Optimum nach ungefähr 14 Tagen. Durch die geringen Behandlungszeiten von 4, 6 bzw. 8 Stunden des embryonalen Stadiums in 40° wird der Beginn des Schlüpfens um noch nicht einen Tag verschoben. Diese Verzögerung macht sich anfangs kaum bemerkbar. Erst nachdem 40—50% der Tiere geschlüpft sind, läßt sich auch innerhalb der 3 Versuche ein Unterschied erkennen. Die Tiere aus der 4stündigen Behandlung sind am schnellsten 100%ig geschlüpft; es folgen die Tiere der 6stündigen und zum Schluß die der 8stündigen Behandlung. Dieser Versuch zeigt also, wie ein Schadfaktor immer tiefer in eine Population eindringt. Durch die 4stündige Behandlung werden nur wenige Tiere in geringer Weise beeinflußt. Die Schädigung von 6 Stunden trifft auch schon bessere Tiere, und die von 8 Stunden wirkt auch auf gute Tiere ein und schädigt die schwächeren stärker. Eine 14stündige Behandlung macht sich auch bei den besten Tieren bemerkbar. Hier ist die kürzeste Entwicklungszeit gegenüber dem Optimum um einen Tag verschoben. Die Variationsbreite des Schlüpfens ändert sich ebenfalls etwas. Von dem Werte im Optimum von 6,5 Tagen steigt sie mit zunehmender Behandlung über 7,5 und 8,0 auf 9 Tage an, um nun wieder zu sinken. Hier hat wieder eine stärkere Auslese durch die Sterblichkeit stattgefunden, so daß die schwächsten Tiere schon gestorben sind, während die weniger guten noch nicht so stark geschädigt sind. Schon die kurzfristigen Einflüsse von wenigen Stunden also verzögern die Entwicklungsdauer in späteren Stadien etwas, wenn auch nur wenige Tiere und diese auch nur verhältnismäßig gering betroffen werden.

Es wurden nun die Puppen verschieden lange in 10° behandelt und das Schlüpfen der Käfer beobachtet. Im Optimum waren sämtliche Käfer nach 4 Tagen geschlüpft. Die gleiche Schlüpffolge blieb noch bei einer Behandlungszeit von 48 Stunden erhalten. Eine solche von 72 Stunden verzögerte das Ende der Schlüpfperiode um 2 Tage. Nach einer 14tägigen Behandlung schlüpften von den überlebenden Tieren innerhalb von 2 Tagen 100% und bei einer solchen von 16 Tagen waren die 50% der Überlebenden an 1 Tage geschlüpft. In den beiden letzten Fällen hatte sich die Sterblichkeit beträchtlich erhöht, und die kräftigen Tiere waren von der Schadwirkung nicht mehr betroffen, so daß sie als sehr gut in Erscheinung traten.

Zum Schluß dieses Kapitels wird das Ergebnis besprochen, das sich bei der Behandlung der Jungkäfer in 0° ergeben hatte. Die Schlüpffolge der Käfer wurde beobachtet und daraus die Variationsbreite wieder berechnet: 1. für den Zeitpunkt, bei dem nur 30% der Tiere geschlüpft waren, 2. nachdem sämtliche Tiere das Schlüpfen beendet hatten.

	Dauer der Behandlung in Stunden								
	0	24	32	40	48	64	120	168	216
1.	1,5	2,1	1,8	1,6	2,0	2,4	2,6	5,0	7,0
2.	2,5	6,5	5,4	8,4	9,6	10,4	7,4	7,0	7,0

Vorstehende Zahlen zeigen, daß die Variationsbreite im 1. Falle etwas schwankt, doch bleiben diese Schwankungen gering. Erst längere Behandlungszeiten vermögen dann die Werte für die Variationsbreite zu erhöhen. Dagegen steigen im 2. Falle die Werte für die Variationsbreite mit zunehmender Behandlungszeit an, und ihren höchsten Wert von 10,4 Tagen erreicht die Variationsbreite bei einer Einwirkung von 64 Stunden. Bisher hatte sich die Sterblichkeit nicht so stark gezeigt, bei längerer Behandlung aber steigt sie auf 60—70% an, und gleichzeitig sinkt die Variationsbreite auf 7 Tage. Je größer nun die Sterblichkeit wird, um so kleiner wird die Variationsbreite. Die wenigen Tiere, die dann noch leben, schlüpfen in einer kürzeren Zeit als Tiere aus einer kurzfristig behandelten Zucht. Jedoch, gegenüber den Tieren in optimalen Bedingungen, macht sich der Schadfaktor noch stark bemerkbar. Der Beginn des Schlüpfens wird durch eine steigende Behandlung immer weiter hinausgeschoben, und dadurch werden die kürzesten Entwicklungszeiten verlängert.

3. Zusammenfassung und Ergebnisse.

Der Einfluß, den Schadfaktoren auf die Entwicklung ausüben, zeigt sich auf zweierlei Art: 1. am Verhalten der physiologisch besten Tiere, 2. am Verhalten der gesamten Population. Der Einfluß auf die ersten läßt sich durch den Vergleich der kürzesten Entwicklungszeiten erkennen, während die Schädigung der Population an der Variationsbreite zum Ausdruck kommt. Der Schadfaktor tritt in allen Temperaturen und bei allen Versuchen in dem Stadium am stärksten hervor, das der Behandlung ausgesetzt war. Die physiologisch besten Tiere werden durch eine geringe Behandlungszeit kaum, durch eine langfristige Einwirkung etwas geschädigt. Die schwächeren Tiere reagieren auf einen schädigenden Einfluß teils durch eine Entwicklungsverzögerung, teils durch vorzeitiges Absterben. Hierdurch schwankt die Größe der Variationsbreite. Sie steigt an, um bald wieder abzusinken und erneut anzusteigen. Dieses Auf- und Absteigen wiederholt sich mehrere Male, so daß die Größe

der Variationsbreite der erwähnten Kurve von *Pieris* (S. 491) gleicht. Wird dagegen der Wert der Variationsbreite an einem früheren Zeitpunkt betrachtet, an dem erst verhältnismäßig wenige Prozent geschlüpft sind, so steigt er allmählich an, erreicht einen Höhepunkt und nimmt wieder ab. Sie ähnelt also dem Verlauf der Kurve von *Cimex* (S. 491). Außerdem erkennt man daran, wie durch eine stärker werdende Behandlung die besseren Tiere immer mehr ergriffen werden.

Die Nachwirkungen dieser Schädigungen sind dann auch noch in den späteren Stadien zu erkennen. Die physiologisch besten Tiere haben allerdings die langsame Entwicklung der behandelten Stadien vollkommen aufgeholt, die schwächeren jedoch behalten diese langsame Entwicklung bei. Hier wird mit zunehmender Behandlung die Variationsbreite größer und erreicht ihre höchsten Werte bei der stärksten Beeinflussung. Eine Sterblichkeit macht sich nicht mehr bemerkbar. Wie mit stärker werdenden Einwirkungen die Schädigung immer tiefer in die Population eindringt und bei stärkerer Behandlung auch die besten Tiere getroffen werden, ist an der Behandlung des embryonalen Stadiums in 40^0 gezeigt. Wie schon bei der Sterblichkeit (S. 487) erwähnt wurde, zeigen die späteren Entwicklungsstadien durch 10^0 behandelt ein anderes Verhalten als die Jugendstadien. Durch 40^0 und durch 0^0 werden die Zuchten bald durch Entwicklungsverzögerung, bald durch Sterblichkeit geschädigt. Bei der Behandlung in 10^0 aber werden durch kurzfristige Einflüsse, bei denen die Sterblichkeit unbedeutend ist, die Variationsbreiten verlängert, dann aber scheiden die schwächeren Tiere nur noch durch den Tod aus, ohne daß sich eine Entwicklungsverzögerung bemerkbar macht. Die besseren Tiere werden nicht mehr so stark von dem Schadfaktor ergriffen und schlüpfen dann in einer kürzeren Zeit als die Tiere, die nur im Optimum waren. So erscheinen dann die Populationen, bei denen durch langfristige Behandlung die schwächeren Tiere durch Tod ausgeschieden sind, oft besser zu sein als kürzer behandelte oder sogar unbehandelte Zuchten.

D. Die Vermehrungsfähigkeit als Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses.

1. Allgemeines.

Für das Massenwechselproblem der Insekten ist nun neben dem Einfluß eines Schadfaktors auf die Entwicklung auch die Schädigung der Fortpflanzungsfähigkeit maßgebend. Dieser Schadfaktor läßt sich sowohl an der Eierzeugung, als auch am Gesundheitszustand der Eier erkennen. Die Prüfungen der Fortpflanzungsfähigkeit können entweder an der Gesamtheit aller Weibchen einer Population oder aber an Einzelweibchen vorgenommen werden. Diese letztere Untersuchungsmethode wurde auch von Janisch (1933a, 1935b) gewählt. Nur so

war es ihm möglich, die Höchstleistungswerte für die einzelnen Populationen zu erhalten. Die Werte für die Einzelweibchen lassen sich dann zusammenfügen, um so die Werte für die gesamte Population zu gewinnen. Zu diesem Zweck mußte jedes Weibchen einzeln gehalten werden. Diese Methode wurde auch in der vorliegenden Arbeit durchgeführt. Die Tiere wurden paarweise in kleine Gläser gesetzt, wie sie in der Einleitung beschrieben sind. In jedes Gläschen wurden 3—4 Bohnen hinzugetan, an denen die Weibchen ihre Eier ablegten. Selten nur ist es vorgekommen, daß auch an den Glaswänden einzelne Eier abgelegt wurden, so daß die Zahl der an den Bohnen abgelegten Eier als absolut angenommen werden kann. Die Zahl der abgelegten Eier wurde täglich protokolliert, und die Eier wurden unter optimalen Bedingungen weitergezogen, um das Verhalten in der 2. Generation zu prüfen.

Anfangs wurde die Entwicklung der 2. Generation bis zum Schlüpfen der Käfer verfolgt. Dabei wurde die Zahl der gebildeten Embryonen, der entwickelten Larven I und der geschlüpften Käfer in Prozenten errechnet.

Es ergab sich, daß die Sterblichkeit bis zur Larve sehr erheblich sein kann, in der weiteren Entwicklung bis zum Käfer sterben aber nur noch wenige Prozent ab, wie folgende Zahlen beweisen:

Prozent Sterblichkeit bis							
zum Embryo	9	13	13	14	15	20	27
zur Larve	19	27	31	29	36	49	52
zum Schlüpfen des Käfers . . .	24	30	32	36	38	59	59

So sind einmal noch in der larvalen Entwicklungsperiode 10% gestorben, meist ist aber der Prozentsatz wesentlich geringer und erreicht Werte bis zu 5%. Diese ergeben sich aber auch in unbehandelten Zuchten und können nicht als Schadwirkung betrachtet werden. So war schon bald zu ersehen, daß sich eine Nachwirkung auf die 2. Generation nur in den Jugendstadien bemerkbar macht. Sobald sich die Larve eingebohrt hat, entwickelt sie sich auch bis zum Käfer. Es genügte also, die Larven nur bis zum Einbohren weiterzuziehen. Die Zahl der eingebohrten Larven kann nahezu der Zahl der geschlüpften Käfer gleich gesetzt werden. Es wurden dann noch die Zahl der entwickelten Embryonen und die der Junglarven protokolliert und prozentual berechnet.

Außerdem ist zur Erkennung des Schadfaktors die Höchst- und Durchschnittszahl von Wichtigkeit. Auf die Mindesteizahl wird die Untersuchung nur in wenigen Fällen eingehen, da sie in der Durchschnittseizahl enthalten ist. Diese berechnet sich aus der Gesamtheit der abgelegten Eier und aller vorhandenen Weibchen einer Population. Es ist dabei nicht berücksichtigt, ob die Weibchen Eier legten oder nicht, oder ob während der Behandlung ein Teil der Weibchen starb. Um die verschiedenen Zuchten auf ihren Schadfaktor hin besser

vergleichen zu können, ist als Vergleichsmaß die Vermehrungsziffer gewählt worden. Für sie gilt folgende Definition:

$$v = \frac{\text{Zahl der Tiere der 2. Generation}}{\text{Zahl der Ausgangstiere}}.$$

Dabei bedeutet der Zähler die Zahl der in der 2. Generation entwickelten Tiere und der Nenner die Zahl der Tiere, die zu der Behandlung angesetzt waren. In dieser Formel ist sowohl die Sterblichkeit und die Eizahl der 1. Generation als auch die Sterblichkeit in der 2. enthalten. Die Vermehrungsziffer entspricht dem Begriff Vermehrungsverhältnis der Forstentomologie, der dort folgendermaßen definiert wird:

$$v = \frac{\text{Puppenzahl eines Jahres}}{\text{Puppenzahl des Vorjahres}}.$$

Es entspricht also die Zahl der entwickelten Tiere der „Puppenzahl eines Jahres", die Zahl der im Versuch angesetzten Tiere der „Puppenzahl des Vorjahres". Durch die Vermehrungsziffer ist die Wirkung eines Schadfaktors auf jedes einzelne Weibchen, wie auch die Wirkung auf die Gesamtheit aller Weibchen einer Zucht als Population zu erkennen.

Bevor die Ergebnisse aus den behandelten Versuchen besprochen werden, soll das Imaginalleben des Käfers in 27°, dem Optimum, beschrieben werden. Sobald die Brasilbohnenkäfer die Bohne verlassen haben, kopulieren die Geschlechter, und das Weibchen beginnt bald darauf mit der Eiablage. Seine Präovipositionsperiode macht der Käfer also in der Wiege vor dem Verlassen der Bohne durch. Die Legezeit selbst dauert etwa 8—10 Tage, danach lebt das Weibchen noch einige Tage und stirbt nach einer Gesamtlebenszeit von durchschnittlich 10—12 Tagen. Das Greisenalter ist also verhältnismäßig kurz. Die Männchen sind etwas langlebiger, ihre Lebenszeit beträgt durchschnittlich 15 Tage (Beifigur Abb. 7). Am frühesten sterben die Weibchen, die kopuliert haben. Bei den Männchen macht sich in der Absterbeordnung zwischen denen, die sich geschlechtlich betätigt haben, und denen ohne Geschlechtsbetätigung kaum ein Unterschied bemerkbar. Die letzteren sterben im allgemeinen einen Tag später ab. Die jungfräulichen Weibchen aber leben sehr viel länger, das erste stirbt nach 12 Tagen, dann steigt die Kurve normal weiter bis zu einer Sterblichkeit von 98% innerhalb von 25 Tagen an. Die letzten Weibchen haben dann eine sehr lange Lebensdauer, das letzte starb in meinen Versuchen erst nach 48 Tagen.

Im Optimum schwankt die Eizahl zwischen 19 und 72, sie liegt durchschnittlich bei 52—56. Es kommen auch Weibchen vor, die keine Eier legen. Dies tritt aber so selten ein, daß diese Weibchen nicht als die mit den geringsten Leistungen angesehen werden können, sondern daß die wirklich abgelegte Zahl hierfür maßgebend ist. Wie ist nun die Wertigkeit der abgelegten Eier? In einer Population sind immer einige Weibchen vorhanden, bei denen sich 100% der jeweils abgelegten Eier

entwickeln. Es kommen aber auch solche vor, bei denen nur 50% der Eier oder noch weniger zur Entwicklung kommen. Im Durchschnitt kann mit einer prozentualen Entwicklung von 70—75% gerechnet werden. Jedoch ist für den physiologischen Zustand einer Population besonders der Höchstwert maßgebend. Diese Höchstwerte müssen untereinander verglichen werden, um die Schädigung zu erkennen. Wie sich nun die Höchstwerte der Eizahl und der prozentualen Entwicklung zueinander verhalten, soll im folgenden gezeigt werden.

Aus der Vielzahl der Weibchen sind gute Leger ausgewählt und in ihrem Verhalten und als Population untersucht worden. An den ersten Tagen werden von allen Weibchen gleichviel, etwa 8—14 Eier, gelegt. Erst am 6. Tage geht dieser Wert etwas zurück und liegt bei durchschnittlich 5—7 Eiern. An den beiden letzten Tagen werden dann nur noch 2—3 Eier gelegt. Vergleicht man die täglichen Höchstwerte bei den verschiedenen Weibchen, so finden sie sich an den verschiedensten Tagen. Ein Weibchen erreicht diesen Höchstwert am ersten, ein anderes sogar am letzten Tage. So läßt sich aus der täglichen Eizahl über den physiologischen Zustand eines Weibchens wenig sagen, allein die Summe aller abgelegten Eier ist maßgebend. Für die Entwicklungsfähigkeit der Eier in der 2. Generation liegen die Verhältnisse ähnlich. Betrachtet man die höchsten Werte, so findet sich an allen Tagen eine fast 100%ige Entwicklung bei einem Weibchen, jedoch entwickeln sich von keinem Weibchen 100% der insgesamt bei einem Weibchen abgelegten Eier. Ebenso kommen an fast allen Tagen Werte unter 50% vor. Allgemein kann gesagt werden, daß im Durchschnitt anfangs die prozentuale Entwicklung höher liegt. Zum Schluß der Legezeit entwickeln sich von den 1—2 Eiern, die täglich gelegt werden, teilweise sämtliche Eier, teilweise kommt überhaupt kein Ei zur Entwicklung. Ordnet man jetzt die Weibchen nach der Höchsteizahl oder der größten prozentualen Entwicklung, so lassen sich 2 verschiedene Reihen aufstellen. In beiden steht dasselbe physiologisch beste Weibchen mit dem Höchstwert von 72 Eiern und der größten prozentualen Entwicklung von 84% an erster Stelle, dann jedoch gehen die Reihen durcheinander. Ein Weibchen legt 69 Eier, es entwickeln sich aber nur 56% von ihnen; ein zweites legt nur 61 Eier, davon kommen aber 78% zur Entwicklung. Um die wahre Höchstleistung zu ermessen, müssen also beide Werte herangezogen werden. Nur das Weibchen, das für beide Eigenschaften Höchstwerte aufweist, kann als das wirklich beste angesehen werden. Im Gegensatz zu diesen besten Legern lassen sich unter den schlechten 2 Gruppen unterscheiden. Die eine legt innerhalb weniger Tage täglich viele Eier ab, die andere dagegen legt während der normalen Legezeit täglich nur wenige. Im allgemeinen liegen die täglichen Höchsteizahlen unter den Werten von denen der besten Leger. Dagegen scheint die Entwicklungsfähigkeit in der 2. Generation besser zu sein. Hier werden viel häufiger die Werte

von 100% erreicht, und zwar sind sie bei den Weibchen zu finden, die nur wenig Eier gelegt haben. Diese wenigen kommen sämtlich zur Entwicklung. Auch hier lassen sich jene beiden Reihen wieder aufstellen, ja das Weibchen mit der kleinsten Eizahl hat fast den höchsten prozentualen Entwicklungswert. Diese Werte stimmen sogar mit den Werten der besten Leger überein, so daß im Optimum allein die Eizahl für den physiologischen Zustand bestimmend und die prozentuale Entwicklung in allen Fällen ungefähr die gleiche ist.

Diese Verhältnisse finden sich bei der Betrachtung einer gesamten Population vollauf bestätigt. An den ersten 6 Tagen werden täglich im Durchschnitt 6—10 Eier je Weibchen gelegt, an den letzten beiden Tagen nur noch 3—4 Eier. Von den Eiern der ersten Tage entwickeln sich 70—75% zum Käfer, während von den Eiern der letzten beiden Tage nur 50—70% zur Entwicklung kommen. Diese Tatsachen wurden, wie bereits erwähnt, beim Ansetzen der Tiere zur Eiablage berücksichtigt. Am 3.—6. Tage sind die Eier physiologisch am besten, d. h. hier entwickelt sich der größte Prozentsatz. In einer allgemeinen Zucht, in der die Tiere an mehreren Tagen schlüpfen, sind also immer Tiere verschiedenen Alters vorhanden, und es ergibt sich für die Gewinnung besten Eimaterials die Regel, nur die Tiere mittleren Alters zur Eiablage anzusetzen.

In einer Population, die im Optimum gezogen ist, muß also immer mit einer vorembryonalen Sterblichkeit gerechnet werden. Diese Eier kommen überhaupt nicht zur Entwicklung und sind demnach als nicht entwicklungsfähig bzw. als taub zu bezeichnen. Wie schon bei der Besprechung der Generationenfolge innerhalb der vitalen Temperaturen gezeigt (S. 478), kann von diesen eine zweite Art tauber Eier unterschieden werden. Diese sind schon von vornherein nach der Ablage als taub zu erkennen. Sie sind nur lose an die Bohnen geheftet und fallen bei der leisesten Berührung ab. Sie können also, da sie nicht als echte Eier anzusehen sind, nicht mitgezählt werden. Ähnliche Unterschiede sind bei Wanzeneiern festgestellt und dort von den Forschern verschieden beurteilt worden. So fand Titschak (1930) zwei Arten von Eiern, die einen sind klein, verbogen und gelblich, diese können vielleicht mit den lose an den Bohnen abgelegten Eiern verglichen werden. Die zweite Art ist normal gestaltet und weiß, ihnen fehlt aber der Dotter ganz oder teilweise. Zur Ablage solcher tauben Eier führt er mehrere Gründe an. So können hohe Temperaturen oder schlechte Ernährungsbedingungen die Ursache sein. Dann werden taube Eier gelegt, wenn das Sperma verbraucht ist und schließlich führen pathologische Erscheinungen zur Ablage abortiver Eier. Auch Hase (1931) führte an, daß die Eizahl allein für die Fruchtbarkeit und für die Vermehrungsfähigkeit nicht maßgebend ist, sondern daß auch die Wertigkeit der Eier zu prüfen ist. In dieser Hinsicht unterschied er 4 Entwicklungsstufen: 1. taube Eier, 2. Eier,

die nicht schlüpfen, 3. Totgeburten und 4. normale Larven. Er zählte alle diese Arten mit und berechnete daraus die prozentuale Entwicklungsfähigkeit. Janisch (1933) dagegen zählte diese tauben Eier nicht mit, da sie von vornherein nicht lebendig sind. Von den restlichen Eiern unterschied er dann solche, aus denen keine Larven schlüpften, und solche, die „gesunde" Larven entließen, dabei machte er keinen Unterschied zwischen den Totgeburten und denen, die schon früher starben. In der vorliegenden Arbeit sind nun nach Janisch solche Eier, die von vornherein als taub erkannt wurden, nicht mitgezählt. Alle übrigen sind in der Gesamteizahl enthalten und bei der Berechnung zugrunde gelegt, also auch diejenigen, welche als vollwertige Eier abgelegt wurden, aber keine äußeren Merkmale einer Entwicklung (wie die Bildung von Mandibeln) zeigten.

2. Die Vermehrungsfähigkeit als Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses auf die einzelnen Entwicklungsstadien.

Nachdem nun das Verhalten der Käfer im Optimum klargelegt ist, soll jetzt der Schadfaktor, den Temperaturstöße auf die verschiedenen Stadien ausüben, untersucht werden. Embryonen wurden verschieden lange der Temperatur von 40° ausgesetzt und die Werte für die Fortpflanzungsfähigkeit, die Höchst-, Mindest- und Durchschnittseizahl, die Vermehrungsziffer und in Prozenten die Zahl der entwickelten Tiere der 2. Generation bei den verschiedenen Behandlungszeiten ermittelt. Diese Werte sind in Tabelle 3 eingetragen.

Tabelle 3. Die Vermehrungsfähigkeit der Weibchen nach der Behandlung des Embryos in 40°.

	Dauer der Behandlung in Stunden							
	0	4	6	8	14	16	20	24
Höchsteizahl	72	65	71	70	67	65	60	60
Mindesteizahl	26	37	39	39	43	45	38	33
Durchschnittseizahl	56	52	50	55	52	50	50	50
Vermehrungsziffer	5,2	4,7	5,5	7,0	3,6	3,2	2,5	3,9
Prozent der entwickelten Tiere der 2. Generation	75	72	72	74	81	68	71	83

Die Höchsteizahl von 72 im Optimum wurde auch beinahe in allen behandelten Zuchten erreicht. Da die Eizahl erst durch eine 20- bzw. 24stündige Behandlung auf 60 sinkt, scheint es, daß nur durch sehr starke Temperatureinflüsse die Höchstzahl etwas herabgesetzt wird. Betrachtet man auch die Durchschnittseizahlen, so sieht man, daß ihr Wert bei allen behandelten Versuchen um 50 gegenüber 56 im Optimum liegt. Nach einer 8stündigen Behandlung werden sogar noch durchschnittlich 55 Eier gelegt, so daß ein Einfluß der schädigenden Temperatur im embryonalen Stadium auf die Eizahlen nicht zu erkennen ist. In der

2. Generation entwickeln sich in allen Populationen 68—81% der abgelegten Eier, also auch hier zeigt der Schadfaktor keinerlei Wirkung mehr. In der Vermehrungsziffer macht sich schon im Optimum bei verschiedener Sterblichkeit ein Unterschied bemerkbar. Die Vermehrungsziffer beträgt in den Fällen, in denen keine Sterblichkeit vorhanden ist, 25 und sinkt im embryonalen Stadium bei erheblicher Sterblichkeit auf 5,2. So schwankt sie denn auch in den behandelten Zuchten; je höher die Sterblichkeit nach der Behandlung ist, desto tiefer liegt auch der Wert der Vermehrungsziffer. So liegt er bei kurzfristigen Einwirkungen am höchsten und nimmt dann mit zunehmender Behandlungszeit ab. Er würde bei 100%iger Sterblichkeit den Wert 0 erreichen, sobald aber ein Weibchen am Leben bleibt, wird er ansteigen, da ja dies Weibchen Höchstwerte erreichen kann. Wenn durch eine längere Behandlungszeit die Entwicklungsdauer der schwächeren Tiere sich verzögerte, wie es im vorigen Kapitel eingehend besprochen ist, so fragt es sich, ob eine solche Schädigung auch in der Eizahl zum Ausdruck kommt, denn dann müßten die physiologisch besten Tiere, d. h. die, die zuerst schlüpfen, die meisten Eier legen. In der Tat findet sich das Tier, das die meisten Eier legt, unter den Tieren, die zuerst schlüpfen. Die Eizahl nimmt dann ab, je später ein Tier schlüpft. Allerdings kommt es auch vor, daß unter den ersten Tieren eins weniger und unter den letzten ein anderes viel Eier legt. Ginge man nun von Durchschnittszahlen aus, die immer nur an einem Tage innerhalb der Schlüpfperiode errechnet würden, so würden hier die Werte zu Beginn höher liegen als am Ende der Reihe. In der Gesamtheit sind also die zuerst geschlüpften Tiere durchaus besser als die Spätschlüpfer. Die Werte für die Behandlung in 10^0 entsprechen den Verhältnissen von 40^0. Die Höchsteizahlen erreichen bei allen Behandlungszeiten Werte, die um 70 Eier liegen. Für die gleichen Versuche ergeben sich Durchschnittseizahlen von 50—56. Für die Vermehrungsziffer gelten die gleichen Beziehungen, wie sie für die Behandlung in 40^0 besprochen sind. Durch eine 40stündige Behandlung erreicht sie den Wert von 0,7, obwohl noch 2 Weibchen am Leben geblieben sind, die 60 bzw. 52 Eier legten, was ungefähr Durchschnittseizahlen entspricht. Alle schwächeren Tiere sind gestorben. Ob nun dies die wirklich höchsten Eizahlen sind, oder ob die Eiproduktion durch den Schadfaktor auch etwas reduziert ist, läßt sich nicht mit Sicherheit bestimmen. Jedenfalls ist anzunehmen, daß dies zwar nicht ganz Höchsteizahlen sind, daß jedoch eine Nachwirkung des Temperaturstoßes auf die Eiproduktion auch bei langfristiger Dauer nicht wahrzunehmen ist.

Das embryonale Stadium zeigt nur in bezug auf die Sterblichkeit einen Einfluß der kurzfristigen Temperatureinwirkungen; die Eiproduktion und damit auch die Fortpflanzungsfähigkeit sind nicht geschädigt. Mit zunehmender Behandlungszeit werden die schwächsten Tiere getötet, so daß am Ende nur die physiologisch besten erhalten bleiben. Der

geringe Wert für die Vermehrungsziffer wird allein durch die Sterblichkeit bedingt.

Ähnliche Verhältnisse wie nach der Behandlung des Embryos finden sich auch bei der Larve I, die den Temperaturen von 40°, 10° und 0° ausgesetzt war. Nach einer Schädigung durch 40° werden bis zu einer 5tägigen Behandlung Höchsteizahlen von 58—67 gefunden, durch eine solche von 128 bzw. 144 Stunden vermindert sich dieser Wert auf 50. Die Höchsteizahl wird also erst durch eine sehr starke Einwirkung etwas reduziert. Bei dem Einfluß von 184 Stunden kommen nur noch Männchen zur Entwicklung, so daß die Eizahl und damit alle übrigen Werte auf Null sinken. Die Durchschnittseizahlen gehen vom optimalen Wert 56 mit zunehmender Behandlung bis auf 42 bei 6tägiger Behandlung zurück. Sie nehmen also auch allmählich ab. In 0° macht sich der schädigende Einfluß wieder stärker bemerkbar. Hier werden die Höchst- und Durchschnittseizahlen durch kurzfristige Einflüsse kaum, durch langfristige etwas geschädigt. So kommt bei einer 5tägigen Behandlung nur ein Weibchen zur Entwicklung, das 51 Eier legt. Bei großer Sterblichkeit bleiben noch verhältnismäßig gute Weibchen am Leben, die aber auch etwas durch den Temperatureinfluß geschädigt sind. Unter den Tieren, die zuerst schlüpfen, befinden sich wieder die besten Leger, während die schlechteren zuletzt schlüpfen. Die geringen Schadfaktoren, die bei langer Behandlung in den verschiedenen Temperaturen an der Eiproduktion auftreten, machen sich in der 2. Generation nicht mehr bemerkbar. Der Prozentsatz der Tiere, die sich entwickeln, erreicht den optimalen Wert. Die Vermehrungsziffer beträgt im Optimum 25 und nimmt mit steigendem Temperatureinfluß ab, bis sie bei 120stündiger Behandlung in 40° den Wert 8,3 erreicht. Durch eine noch stärkere Einwirkung sinkt sie schnell ab und erhält bei 6tägiger Behandlung den Wert 1,6. Also dann, wenn nach 5tägiger Beeinflussung die Sterblichkeit erheblich ansteigt, sinkt auch die Vermehrungsziffer stärker, während sie bis dahin mit ansteigender Sterblichkeit allmählich fiel. In 10° ist der Temperatureinfluß so gering, daß an Hand der Vermehrungsziffern wenig festzustellen ist. Bei einer 6tägigen Behandlung beträgt sie nur noch 5,9. Dieser Wert liegt viel höher als der entsprechende bei 40°. Ein tieferer ist nicht entstanden, da die weiteren Behandlungen hierauf nicht mehr geprüft sind. Bei der Behandlung in 0° ist wieder ein allmähliches Absinken bis auf 0,9 bei einer 120stündigen Einwirkung festzustellen. Man kann also sagen, daß sich wohl in allen Temperaturen die Vermehrungsziffer umgekehrt wie die Sterblichkeit verhält, d. h. sobald die Sterblichkeit, durch einen Temperatureinfluß bedingt, zunimmt, geht die Vermehrungsziffer zurück, so daß sie bei der höchsten Sterblichkeit den kleinsten Wert erhält.

Das larvale Stadium wird also ebenso wie das embryonale durch einen Temperaturstoß nur während der Behandlung wesentlich geschädigt.

Dieser Schadfaktor drückt sich in der Sterblichkeit aus. An den überlebenden Tieren läßt sich keine oder nur eine sehr geringe Nachwirkung erkennen, die nur durch starke Einflüsse hervorgerufen wird. Aber in der folgenden Generation ist auch diese geringe Schädigung vollkommen behoben. Die starke Entwicklungsverzögerung, die bei Schädigungen in allen Versuchen auftritt, macht sich bei der Eiproduktion nicht bemerkbar. So kann wohl angenommen werden, daß in den Jugendstadien, in denen die Eianlagen noch kaum ausgebildet sind, nur das somatische Leben beeinflußt wird, an dessen Lebensäußerungen dann — in Form von Sterblichkeit und Entwicklungsverzögerung — der Schadfaktor erkennbar ist. Doch können diese Fragen erst näher erörtert werden, wenn auch die übrigen Stadien auf ihre Fortpflanzungsfähigkeit untersucht sind.

Bei der Puppe wird schon durch geringe Wärmestöße in 40° die Höchsteizahl verringert. Durch eine 24stündige Behandlung sinkt sie auf 53, fällt bei 48stündiger Einwirkung auf 45 und erreicht bei 72stündiger Beeinflussung den Wert 16. Bei 80stündiger Behandlung schließlich werden keine oder nur taube Eier gelegt. Nach einer 96stündigen Behandlung kommen nur noch Männchen zur Entwicklung. Noch stärker kommt der schädigende Einfluß zum Ausdruck, wenn die Durchschnittseizahlen betrachtet werden. Hier liegen die Werte im Verhältnis zum Optimum bedeutend niedriger. Schon eine Behandlungszeit von 24 Stunden vermindert den Wert auf 40. Er sinkt dann bei 2tägiger Behandlung auf 21 und nach 3tägiger werden im Durchschnitt nur 10 Eier gelegt. Dabei war kein Weibchen vorhanden, das keine Eier legte, sondern es kamen von allen Weibchen immer Eier, wenn auch nur wenige zur Ablage. Die Vermehrungsziffer ist gleichzeitig sehr gering und erreicht bei gleicher Behandlung fast die niederen Werte wie bei der Behandlung des embryonalen Stadiums. Bei der Behandlung der Puppe wirkt die Schädigung auch noch in der 2. Generation nach. In allen behandelten Versuchen liegen die Werte weit unter dem optimalen. Sie schwanken im Durchschnitt um 40% im Vergleich zu 75% im Optimum. Auf das Verhalten in den folgenden Generationen wird diese Arbeit später (S. 507) noch eingehend zurückkommen. Eine Behandlung in unteroptimalen Temperaturen reduziert die Höchsteizahl nur wenig. Bei einer Behandlung in 10° setzt eine Verminderung der Höchsteizahl erst nach 14tägiger Beeinflussung ein. Durch eine Einwirkung von 35 Tagen in 10° wird die Höchsteizahl auf 45 herabgesetzt und hat fast den gleichen Wert wie bei einer Behandlungszeit von 6 Tagen in 0°. Eine längere Behandlung in 0° läßt dann nur noch Männchen zur Entwicklung kommen. Wie die Höchsteizahlen verhalten sich die Durchschnittszahlen und die Vermehrungsziffern. Die Durchschnittseizahlen liegen bei sehr langen Behandlungszeiten in 10° bzw. 0° bei 31 bzw. 32 Eiern gegenüber 56 im Optimum. Auch die Vermehrungsziffer sinkt erst erheblich bei längerer Behandlung und hat zum Schluß den Wert 3,8 bzw. 2,6 erreicht. In

der 2. Generation ist diese Schadwirkung behoben. Es entwickeln sich ebensoviel Tiere wie in den optimalen Zuchten.

Ein ähnliches Bild kann man bei der Betrachtung des Jungkäfers erhalten. Es zeigt sich, daß die Behandlung in 40° den stärksten Einfluß ausübt. Nach einer 16stündigen Behandlung werden noch 70 Eier als Höchsteizahl gelegt, die der optimalen vollkommen entspricht. Bei einer Behandlungszeit bis zu 2 Tagen betragen die Höchsteizahlen ungefähr 50. Erst weitere Beeinflussungen vermögen dann eine stärkere Schädigung hervorzurufen, so daß bei 3tägiger Behandlung die Höchsteizahl auf 26 reduziert ist. Wie die Höchsteizahlen verhalten sich die Durchschnittszahlen und die Vermehrungsziffern. Sie nehmen mit zunehmender Behandlungszeit ab, und die Vermehrungsziffer erreicht nach 3tägiger Behandlung einen Wert von 3,4 gegenüber 0,3 im vorigen Stadium. Gegen Temperatureinflüsse ist der Jungkäfer anscheinend widerstandsfähiger. Ein Einfluß auf die 2. Generation macht sich erst bei stärkerer Behandlung bemerkbar. Bis zu einer solchen von 2 Tagen liegt der Wert im optimalen Bereich. Erst eine noch stärkere Behandlung des Jungkäfers läßt noch eine Schädigung in der 2. Generation erkennen. Die unteroptimalen Temperaturen weichen in ihren Auswirkungen stärker voneinander ab. So werden nach 7tägiger Behandlung in 0° als Höchsteizahl 29 und im Durchschnitt 4 Eier gelegt, und nach 9tägiger kommen keine Eier oder nur taube zur Ablage. In 10° werden nach 30 Behandlungstagen als Höchsteizahl 33 und im Durchschnitt noch 20 Eier gelegt. Die Höchsteizahl wird in beiden Temperaturen durch stärker werdende Einflüsse verringert. Durch eine 6tägige Behandlung in 0° sinkt die Vermehrungsziffer auf 2,6 und erreicht damit einen Wert, der fast dem von 3,8 bei einer 35tägigen Behandlung in 10° entspricht. So kann also gesagt werden, daß der Einfluß von 0° viel nachhaltiger wirkt, und daß durch 10° erst bei einer viel längeren Einwirkung die gleiche Schädigung hervorgerufen wird. Dies entspricht einem natürlichen Verhalten. Je tiefer die Temperatur sinkt, um so stärker tritt bei gleichbleibender Behandlungszeit die Nachwirkung in Erscheinung. Die Zahl der entwickelten Eier wird durch die Behandlung in 10° kaum, in 0° erst durch die 6tägige Behandlung beeinflußt. In der 2. Generation reduziert sich die Prozentzahl der entwickelten Tiere erst nach verhältnismäßig langen Temperatureinwirkungen.

Besonders stark geschädigte Zuchten wurden noch während einer 3. Generation gezogen. Diese Versuche sollen ohne Rücksicht auf ihre Herkunft zusammenhängend besprochen werden. Von jeder Zucht aus der 2. Generation wurden 10 Weibchen für eine 3. angesetzt. Ihre Eizahl kann nur im Durchschnitt angegeben werden, da die Weibchen nicht einzeln gehalten worden sind. Es wurde nur die Gesamteizahl aller 10 Weibchen gezählt, auf ihre Entwicklungsfähigkeit untersucht und die prozentuale Entwicklung berechnet.

Im folgenden seien einzelne Werte angeführt:

Durchschnittseizahl								
der 2. Generation	42	28	18	11	10	31	19	20
der 3. Generation	46	39	42	33	41	48	35	36

Ein Vergleich der Eizahlen ergibt, daß diese in der 3. Generation bedeutend höher liegen als in der vorigen und teilweise fast ausgeglichen sind. Ebenso hat die Prozentzahl der entwickelten Tiere wieder die Werte erreicht, die dem optimalen Wert entsprechen, so daß nach der 3. Generation der Schadfaktor vollkommen behoben ist, und in der folgenden Generation wäre jedenfalls auch die Eizahl der Durchschnittseizahl im Optimum angeglichen. Damit ist eine Vermutung von Hase (1930) bewiesen, der sagte: „Ob der Ausgleich bei Insekten im Individualleben erfolgt, erscheint nach den bisherigen Untersuchungen von E. Janisch (1929b) fraglich. Wohl aber hat die Annahme starke Wahrscheinlichkeit für sich, daß der Ausgleich im Laufe der nachfolgenden Generation oder Generationen vor sich geht. Denn wäre letzteres nicht der Fall, so wäre sicher vielen Insektenarten ein rasches Aussterben beschieden."

3. Die Vermehrungsfähigkeit als Maßstab für die Nachwirkung eines kurzdauernden Temperatureinflusses bei der Behandlung der Käfer.

Der Käfer wurde in 3 verschiedenen Gruppen auf eine Schadwirkung von kurzdauernden Temperatureinflüssen hin untersucht.

Gruppe I: Es wurden behandelte Männchen und behandelte Weibchen zusammengesetzt.

Gruppe II: Unbehandelte Männchen wurden mit behandelten Weibchen gepaart.

Gruppe III: Behandelte Männchen wurden mit unbehandelten Weibchen zusammengebracht.

Eine Population bestand immer aus 15—20 Pärchen, die einzeln gehalten wurden. Das Verhalten dieser 3 Gruppen in den einzelnen Temperaturen soll jetzt aufgezeigt werden. In Tabelle 4 sind die Werte für die Fortpflanzungsfähigkeit von den Tieren aufgenommen, die in 40° behandelt waren.

Gruppe I: Nach 5tägiger Behandlung waren sämtliche Männchen tot, während die Weibchen noch fast alle am Leben waren. Die Höchsteizahl sank mit steigender Beeinflussung ab. Gleichzeitig nahm die Zahl der Weibchen, die keine Eier legten, in immer größer werdender Prozentzahl zu. Hierdurch wird eine starke Reduktion der Durchschnittseizahlen hervorgerufen. Die Vermehrungsziffer nimmt ebenfalls wieder allmählich ab. Die physiologisch schlechtesten Weibchen sind zuerst geschädigt, sie hören früh mit der Eiablage auf. Je stärker nun der Einfluß wird, um so mehr werden auch die besten Tiere beeinträchtigt, und schließlich legen die besten Tiere nur noch sehr wenige Eier ab.

Tabelle 4. Die Vermehrungsfähigkeit der Weibchen nach der Behandlung in 40°.

	Stadium der Behandlung	Dauer der Behandlung in Stunden									
		0	8	16	24	32	40	48	72	96	120
Höchsteizahl	♀ + ♂	72	62	56	54	48	47	31	34	22	0
	♀	72	—	53	51	—	—	44	39	41	11
	♂	72	—	—	61	—	—	46	62	50	0
Durchschnittseizahl	♀ + ♂	56	50	48	43	36	31	22	20	9	0
	♀	56	—	44	43	—	—	28	23	19	6
	♂	56	—	—	52	—	—	46	55	10	0
Vermehrungsziffer	♀ + ♂	25	12,5	13,6	10,8	6,8	8,0	4,8	4,1	0,9	0
	♀	25	—	17,4	10,5	—	—	5,3	4,6	2,5	0,4
	♂	25	—	—	18,1	—	—	14,0	11,8	0,4	0
Prozent der entwickelten Tiere der 2. Generation	♀ + ♂	75	61	57	60	40	52	46	41	18	0
	♀	75	—	80	53	—	—	37	40	27	13
	♂	75	—	—	75	—	—	61	79	72	0

In der Gruppe II liegen im Vergleich zur vorigen die entsprechenden Werte besonders bei längeren Behandlungszeiten höher. So werden nach 96stündiger Behandlung in der Gruppe I nur 22 Eier als Höchstleistung und 9 Eier im Durchschnitt gelegt. In der Gruppe II betragen diese Werte 41 bzw. 19 Eier. Von den Weibchen, die 5 Tage dem Temperatureinfluß ausgesetzt waren, werden noch als Höchsteizahl 11 Eier und durchschnittlich 6 Eier gelegt, dieser Wirkung entspricht in der Gruppe I die Behandlung von 4 Tagen. Diese Erscheinung läßt sich aus dem Verhalten in der Gruppe III erklären. In ihr wird die Höchsteizahl bei allen Behandlungszeiten bis zum 3. Tage erreicht, dagegen vermindert sich die Durchschnittseizahl und die Vermehrungsziffer bei einer 4tägigen Behandlungszeit plötzlich. Bei der 3tägigen Einwirkung werden durchschnittlich noch 55 Eier gelegt und die Vermehrungsziffer beträgt 11,8, dieser Einfluß läßt nur eine geringe Wirkung erkennen. Bei einer Behandlung von 4 Tagen geht nun die Durchschnittseizahl auf 10 und die Vermehrungsziffer auf 0,4 zurück, obwohl als Höchsteizahl noch 50 Eier gelegt werden. In diesem Fall nahm der Prozentsatz der kopulierenden Männchen stark ab. Nach 4tägiger Beeinflussung kopulierten von 15 Männchen noch 6. Von den 6 begatteten Weibchen legten 2 ungefähr je 50 Eier, die übrigen 4 nur je 2—6 Eier. Durch starke Temperatureinflüsse werden Männchen schnell getötet, die wenigen, die überleben, sind aber in bezug auf ihre Geschlechtstüchtigkeit wenig geschädigt.

Bei der Vereinigung behandelter Männchen und Weibchen (Gruppe I) ist so die Wahrscheinlichkeit groß, daß Weibchen, die Eier legen würden, mit Männchen zusammenkommen, die nicht oder vermindert kopulationsfähig sind. In der Gruppe II ist diese Möglichkeit ausgeschaltet. Alle Weibchen werden befruchtet und schreiten zur Eiablage, und so kommt hier allein der Einfluß, der die Weibchen trifft, zum Ausdruck. Die Weibchen können also ihre Höchstleistungen erreichen, da ja die Männchen

in keiner Weise geschädigt sind. In der Gruppe III liegen die Verhältnisse umgekehrt, es macht sich nur der schädigende Einfluß auf die Männchen bemerkbar. Die Entwicklungsfähigkeit in der 2. Generation bestätigt dies vollauf. In den ersten beiden Fällen wird die Prozentzahl der sich entwickelnden Tiere kleiner, je stärker die Tiere vorher behandelt sind. Auch hier ist wieder der Unterschied zwischen den 4- und 5tägig behandelten und den kürzeren Behandlungszeiten zu finden; während der Prozentsatz der sich entwickelnden anfangs allmählich abnimmt, sinkt er bei der 4- und 5tägigen Behandlung plötzlich ab. Im Fall 3 bleiben jedoch die optimalen Werte für alle Behandlungszeiten erhalten. Auch die wenigen Eier, die in diesem Falle von den Weibchen abgelegt sind, sind physiologisch recht gut.

Wenn sich also nach einer vollzogenen Kopulation in der Eiproduktion oder in der späteren Entwicklung der Eier eine Schädigung gegenüber dem Optimum bemerkbar macht, so fragt es sich, ob die Schädigung allein von den Weibchen oder allein von den Männchen kommt, oder ob beide Geschlechter in gleicher Weise geschädigt sind. Aus den eben angeführten Untersuchungen ergibt sich folgendes: Durch eine kurzfristige Behandlung in 40° werden die Männchen zunächst nicht geschädigt. Der Schadfaktor, der sich trotzdem in den behandelten Zuchten bemerkbar macht, wird allein durch die Schädigung der Fortpflanzungsfähigkeit der Weibchen hervorgerufen. Die Männchen werden dann mit zunehmender Behandlungszeit immer stärker geschädigt. Der Prozentsatz der Männchen, die geschlechtsuntüchtig sind, steigt an, und bei sehr langer Behandlung sind schon alle Männchen tot, während die Weibchen noch fortpflanzungsfähig sind. Die wenigen Männchen, die bei langer Behandlung noch geschlechtstüchtig bleiben, sind aber wenig geschädigt, und Weibchen, die mit ihnen kopulieren, können noch Höchstleistungen vollbringen. Dagegen können Weibchen, die lange einem Temperatureinfluß ausgesetzt waren und dann mit unbehandelten Männchen zur Kopula kamen, nicht mehr Höchstleistungen erreichen, sondern sie zeigen eine starke Schädigung ihrer Vermehrungsfähigkeit.

Diese Feststellung findet durch die Behandlung der Käfer in 0° ihre Bestätigung. Die Höchsteizahlen erreichen in allen 3 Gruppen und bei allen Behandlungszeiten Werte zwischen 40 und 50. Sie sind also durch Temperatureinwirkungen nicht oder nur wenig geschädigt. Bei stärkeren Einwirkungen kommen dann keine Eier mehr zur Ablage. In den ersten beiden Gruppen nimmt die Durchschnittseizahl mit zunehmender Behandlungszeit ab, wie folgende Zusammenstellung zeigt:

	Behandlungszeit in Tagen								
	0	1	2	3	4	5	6	7	9
Gruppe I	56	45	29	25	7	—	2	—	0
„ II	56	—	39	22	16	—	15	—	0
„ III	56	—	—	—	26	15	39	3	3

So werden bei einer 6tägigen Behandlung im Durchschnitt in der Gruppe I 2 Eier, in der Gruppe II 15 und in der Gruppe III 39 Eier gelegt. In der Gruppe III sinkt dann die Durchschnittseizahl stark ab und erreicht nur noch den Wert 3. Dies hängt wieder mit dem verschiedenen Verhalten der Männchen zusammen. Auch hier sind in der Gruppe III viele Männchen kopulationsunfähig oder schon während der Behandlung gestorben. Die Vermehrungsziffer sinkt in ähnlicher Weise wie die Durchschnittseizahl. Sie erreicht fast den Wert 0 in der Gruppe I bei einer Behandlung von 6 Tagen, in der Gruppe II bei einer solchen von 9 Tagen, während sie in der Gruppe III bei der gleichen Behandlung noch den Wert 0,8 hat. Während bei einer Einwirkung von 40° die Männchen zuerst sterben und die Weibchen noch fortpflanzungsfähig sind, erhält man durch eine Behandlung in 0° zuerst in den Zuchten keine Eier mehr, in denen behandelte Weibchen vorhanden sind. Aber in den Zuchten, in denen die Männchen der Behandlung ausgesetzt waren, werden von einzelnen Weibchen noch Eier gelegt, so daß also hier die Männchen weniger geschädigt sind als die Weibchen. In der Gruppe II und III macht sich bei langfristigen Behandlungen auch in der 2. Generation noch ein Schadfaktor bemerkbar, während sich in der Gruppe III auch von den wenig abgelegten Eiern relativ viel Tiere entwickeln. Diese Männchen sind demnach, wenn sie noch kopulationsfähig sind, nicht geschädigt. Der Einfluß einer schädigenden Temperatur bei den Männchen macht sich also nur in der Geschlechtstüchtigkeit bemerkbar, während er bei den Weibchen allein in der Eiproduktion zum Ausdruck kommt. Diese Befunde stimmen mit denen überein, die sich bei der Behandlung in 40° ergeben haben. So werden die wahren Höchstwerte, die nach einer Schädigung für ein Weibchen zu erhalten sind, ausschließlich in der Gruppe II erlangt. Während Gruppe I die Werte wiedergibt, die bei Bekämpfungsmaßnahmen eintreten würden, denn in diesem Fall würden Männchen und Weibchen gleichmäßig behandelt sein. Auf diese Ergebnisse wird im Schlußkapitel noch einmal zurückgegriffen werden.

Die eben besprochenen Erscheinungen kommen auch nach der Behandlung der Käfer in 10° etwas zum Ausdruck, jedoch müßten die Behandlungen bedeutend weiter durchgeführt werden, um das Ergebnis eindeutig festlegen zu können. Durch eine Behandlung von 4 Tagen ist eine geringe Verminderung der Höchsteizahlen auf 40—50 Eier eingetreten, die aber bis zu einer Behandlungszeit von 17 Tagen auf gleicher Höhe bleibt. Durch kurzfristige Behandlungen werden die optimalen Werte für die Fortpflanzungsfähigkeit nicht geändert. Die einzelnen Gruppen zeigen keine wesentlichen Unterschiede. Die Vermehrungsziffer nimmt in den ersten beiden Gruppen mit steigenden Behandlungszeiten ab, wie aus folgenden Zahlen zu ersehen ist (s. umstehende Tabelle).

In der Gruppe III ist also der optimale Wert durch eine 16tägige Behandlung kaum geändert. Für die Gruppe III ergeben sich die

	Behandlungszeit in Tagen									
	0	1	2	3	6	8	10	12	14	16
Gruppe I	25	18,5	17,8	—	14,0	12,5	12,4	11,6	10,0	—
„ II	25	18,7	—	—	—	11,0	6,2	10,6	10,7	10,4
„ III	25	—	—	15,3	—	12,7	—	15,4	16,1	18,5

höchsten und für die Gruppe I die niedrigsten Werte. In der 2. Generation ist keine Schädigung mehr wahrzunehmen. In 10° sind also viel längere Behandlungszeiten notwendig, um die gleichen Wirkungen wie in 40° oder in 0° hervorzurufen.

4. Die Vermehrungsfähigkeit als Maßstab eines kurzdauernden Temperaturstoßes von 40° auf die Käfer verschiedenen Alters.

In einigen Zuchten wurden die Käfer auf verschiedenem Alterszustand mit kurzfristigen Temperatureinwirkungen von 40° behandelt und ihre Eizahl täglich kontrolliert, um auch die tägliche Eiablage in Vergleich zum Optimum setzen zu können. In Tabelle 5 sind die verschiedenen Versuche, die mit I—V bezeichnet sind, eingetragen. In den waagerechten Spalten sind jeweils die von der Population insgesamt gelegten Eier, die von einem Weibchen im Durchschnitt gelegten und für die nächste Generation die Zahl der entwickelten Tiere in Prozent angegeben. In die fünfte senkrechte Spalte sind die Eizahlen, die vor Beginn des Versuches abgelegt sind, eingetragen, die nächste Spalte enthält die während der Behandlung abgelegten Eier. In den weiteren Spalten 1—7 sind dann die nach der Behandlung täglich abgelegten Eier zu finden.

I. Die Tiere wurden gleich nach dem Ausbohren 24 Stunden in 40° behandelt und dann ins Optimum zurückgebracht. Während dieser Zeit in 40° wurde durchschnittlich die normale Anzahl an Eiern gelegt. Diese sind jedoch wenig entwicklungsfähig. Am folgenden Tage werden in 27° gleich viel Eier gelegt, die schon bedeutend besser sind. In den weiteren Tagen nimmt die Eizahl ab. Die wenigen Eier sind dann physiologisch recht gut. Die letzten zeigen überhaupt keine Schädigung mehr. Die durchschnittliche Gesamteizahl und die prozentuale Entwicklung unter Berücksichtigung aller abgelegten Eier ist im Vergleich zum Optimum bedeutend verschlechtert.

II. Die Behandlungszeit wurde auf 48 Stunden ausgedehnt; während dieser Zeit wurde nur die Hälfte der normalen Anzahl an Eiern abgelegt, die nicht entwicklungsfähig waren. Am 1. Tage im Optimum werden nur wenige Eier gelegt, von denen sich 30—40% entwickeln. Die Schädigung ist so stark, daß sie bis zum Schluß auf die Eiproduktion wirkt. Die Gesamtwerte sind noch stärker reduziert als bei der 24stündigen Behandlung. Es kommen im Durchschnitt 16 Eier zur Ablage und von diesen nur 13% zur Entwicklung. In den folgenden Tagen sind die Tiere erst im Optimum belassen und haben dort mit der Eiablage begonnen.

III. Die Käfer haben erst einen Tag im Optimum verweilt und sind dann einen Tag in 40° gebracht worden. Auf die Eiproduktion hatte der Schadfaktor fast keinen Einfluß, denn im Durchschnitt werden ebensoviel Eier wie im Optimum gelegt. Die Schädigung wirkt sich allein bei der Weiterentwicklung der Eier aus. Die während des 1. Tages abgelegten Eier sind in diesem Falle mitbehandelt worden, so daß sie nicht zum Vergleich herangezogen werden können. Von den Eiern, die während der Behandlung gelegt sind, entwickelten sich nur wenige Prozent. Je später nun die Eier im Optimum zur Ablage kommen, um so größer wird auch der Prozentsatz, der sich entwickelt, so daß zum Schluß die optimalen Werte erhalten werden. Es ergibt sich also das gleiche Bild wie im ersten Fall, wenn der Tag im Optimum vor der Behandlung nicht mitberücksichtigt wird.

IV. In diesem Falle wurden die Käfer 2 Tage im Optimum belassen und am 3. 24 Stunden lang 40° ausgesetzt. Vor und während der Behandlung wird die normale Zahl an Eiern gelegt. Im Optimum setzt dann nach der Behandlung eine geringe Verminderung der Eizahl ein. Der Prozentsatz der sich entwickelnden Eier ist bei der Behandlung sehr gering und steigt dann allmählich an.

V. Ebenfalls nach 2tägigem Aufenthalt im Optimum wurde die Einwirkungszeit in 40° auf 2 Tage verlängert. Während der Behandlungszeit werden zwar noch Eier gelegt, aber sie entwickeln sich nicht mehr. Nach der Überführung ins Optimum werden dort keine Eier mehr gelegt.

Die Versuche I, III und IV, in denen die Tiere zu verschiedenen Zeiten 24 Stunden der Temperatur von 40° ausgesetzt waren, zeigen in ihrem Gesamtverhalten die gleichen Ergebnisse. Die 3 Durchschnittseizahlen erhalten Werte von 32, 40 und 38, sie sind also in gleicher Weise geschädigt. Die Eier haben nur an dem Tage, an dem sie der Behandlung ausgesetzt waren, Schaden erlitten. Schon nach wenigen Tagen ist er behoben, und die Eier entwickeln sich normal. Die 3 durchschnittlichen Werte für die Entwicklung in der 2. Generation stimmen so gut überein, daß man zu folgendem Schluß kommt: Bei der 24stündigen Behandlung des Weibchens in 40° ist es ganz gleich, an welchem Lebenstage sie erfolgt, sie hat immer die gleiche Schädigung aufzuweisen. Dabei dürfen natürlich nur die ersten Tage nach dem Schlüpfen berücksichtigt werden, da in der späteren Zeit an sich schon viel weniger Eier täglich abgelegt werden. Die 48stündige Behandlung aber zeigt Unterschiede. Wird das Weibchen gleich nach dem Schlüpfen dem Schadfaktor ausgesetzt, so verbleibt ihm dann, ins Optimum zurückgebracht, noch genügend Zeit, um sich von der Schädigung zu erholen und noch Eier abzulegen. Wird es aber erst einige Tage im Optimum belassen und dann behandelt, so ist es in seiner Entwicklung schon so weit fortgeschritten, daß dieser Schadfaktor nicht mehr ausgeglichen wird.

Tabelle 5. Die Vermehrungsfähigkeit der Weibchen

	Behandlung	Zahl der behandelten ♀♀		Vor der Behandlung	Während der Behandlung
I	24 Stunden		Gesamtzahl der abgelegten Eier	—	115
	Nach dem Schlüpfen	14	Eizahl/♀	—	8
			Prozent der entwickelten Larven I der 2. Generation	—	17
II	48 Stunden		Gesamtzahl der abgelegten Eier	—	105
	Nach dem Schlüpfen	15	Eizahl/♀	—	7
			Prozent der entwickelten Larven I der 2. Generation	—	0
III	24 Stunden		Gesamtzahl der abgelegten Eier	63	83
	1 Tag alt	8	Eizahl/♀	8	10
			Prozent der entwickelten Larven I der 2. Generation	16[1]	6
IV	24 Stunden		Gesamtzahl der abgelegten Eier	128	76
	2 Tage alt	8	Eizahl/♀	16	10
			Prozent der entwickelten Larven I der 2. Generation	81	4
V	48 Stunden		Gesamtzahl der abgelegten Eier	223	125
	2 Tage alt	12	Eizahl/♀	19	10
			Prozent der entwickelten Larven I der 2. Generation	86	0

Zum Verständnis dieser Erscheinung muß die Art der Eibildung in den Ovarien herangezogen werden. So meinte Uvarov (1931), daß durch Wärme entweder die Entwicklung der Gonaden teilweise gehemmt oder die Eiablage verhindert wird. Oosthuizen (1935) legte auf die erste Art der Schädigung den größeren Wert. Eidmann (1927) hat die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Lepidopteren untersucht und teilt die letzteren in 3 verschiedene Gruppen: „1. Solche, die beim Schlüpfen noch keine oder sehr wenig legereife Eier in den Ovarien haben. 2. Solche, die beim Schlüpfen bereits legereife Eier in mehr oder weniger großer Zahl in den Eischläuchen haben." Diese werden unterteilt in: „a) Solche, bei denen zwar legereife Eier in größerer Zahl vorhanden sind, aber der Anteil der Anlagen überwiegt. b) Solche, deren Eier während der Puppenruhe voll entwickelt sind. Sie beginnen nach der Kopulation sofort mit der Eiablage, ohne eine postmetabole Entwicklung zu haben." Ähnlich wie bei den Lepidopteren bilden sich die Eier auch bei den Käfern, so daß auch hier die 3 Gruppen unterschieden werden können. Wie bei der Behandlung der Käfer verschiedenen Alters in 40° gezeigt wurde, sind die Eier, die während der Behandlung abgelegt sind, stark geschädigt,

[1] In 40° behandelt.

nach der Behandlung der Käfer verschiedenen Alters in 40°.

Nach der Behandlung in Tagen								Summe
1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	
111	36	50	103	56	19	20	0	510
7	2	3	6	4	1	1	0	32
43	53	44	66	82	63	55	0	48
11	30	46	23	21	10	0		246
1	2	3	1	1	1	0		16
0	3	26	39	38	30	0		13
42	43	47	25	24	0			327
5	5	6	3	3	0			40
43	51	60	72	71	0			36[1]
34	23	25	17	0				303
4	3	3	2	0				38
29	35	84	76	0				47
0								348
0								29
0								—

während später im Optimum noch vollwertige Eier zur Ausbildung kommen. Daraus geht hervor, daß die schädigende Temperatur am stärksten auf die legereifen Eier wirkt, während die Eianlagen nicht so stark beeinflußt werden. Je jünger also die Eianlagen sind, um so weniger macht sich der Einfluß auf diese bemerkbar, während bei der Weiterentwicklung der Eianlagen diese dann immer stärker geschädigt werden.

Sobald der Käfer die Bohne verläßt, beginnt er ja mit der Eiablage, doch werden täglich während einer längeren Zeit immer verhältnismäßig wenig Eier abgelegt. Durch ein Zufallsergebnis läßt sich beweisen, daß immer nur die legereifen Eier abgelegt und die übrigen postmetabol gebildet werden. Bei den täglichen Kontrollen der Eiablage war einige Male vergessen worden, neue Bohnen hinzuzugeben, nachdem die alten mit den abgelegten Eiern entfernt waren. Diese Weibchen legten während dieses Tages kein Ei. Bei der folgenden Kontrolle wurden dann wieder Bohnen hinzugegeben und am nächsten Tage die abgelegten Eier kontrolliert. Hier ergab sich nun, daß ein solches Weibchen an diesem Tage bei weitem mehr Eier abgelegt hatte als solche, die täglich legten. Verglich man aber die Eizahlen zweier Weibchen von beiden Tagen in ihrer Gesamtheit, so waren in beiden Fällen gleichviel Eier gelegt. So

hatten die Weibchen jedesmal alle legereifen Eier abgelegt, soweit ihnen hierzu die Möglichkeit gegeben war. Der Bohnenkäfer gehört also zu der Gruppe, die beim Schlüpfen bereits legereife Eier in den Ovarien hat, bei der jedoch der Anteil der Eianlagen überwiegt.

5. *Zusammenfassung und Ergebnisse.*

Vergleicht man nun den schädigenden Einfluß einer kurzdauernden Temperatureinwirkung, so erkennt man, daß die Puppe, der Jungkäfer und der Käfer in 10° viel weniger als die übrigen Stadien geschädigt sind. Die jüngeren Stadien werden durch einen Temperaturstoß so stark getroffen, daß sie bei einer 3—8tägigen Behandlung in allen Temperaturen nicht mehr fortpflanzungsfähig sind. Die älteren Stadien dagegen können in 10° eine Behandlung von 30 und mehr Tagen aushalten, ohne eine wesentliche Schädigung aufzuweisen. Die Vermehrungsziffer erreicht in den meisten Stadien schon durch verhältnismäßig geringe Temperatureinflüsse den Wert 0. Betrachtet man aber die Stadien im einzelnen, so zeigen sie doch gewisse Unterschiede. In 10° kommt eine unterschiedliche Wirkung auf die Puppe, den Jungkäfer und den Käfer erst bei sehr langfristigen Behandlungen zum Ausdruck, dagegen tritt die Schädigung, die durch eine Einwirkung in 10° auf die einzelnen Stadien hervorgerufen wird, stärker hervor und läßt sich an den einzelnen Stadien besser erkennen. Hier machen sich an der Larve I die geringsten Einflüsse am stärksten bemerkbar, während die Puppe die längsten Temperatureinwirkungen aushält. Durch die unteroptimalen Temperaturen wird also die Larve I am schnellsten geschädigt, während auf die Puppe Schadfaktoren länger wirken können, um gleiche Wirkungen wie bei der Larve zu erzielen. Nur sind die Schädigungen, die durch die Behandlung in 0° erreicht sind, viel nachhaltiger, was sich besonders an den 3 letzten Stadien auswirkt, die gegenüber der Larve durch gleiche Einflüsse fast ebenso stark wie diese geschädigt werden. In 40° aber wird die Puppe am stärksten geschädigt, schon bei 3tägiger Behandlung hat die Vermehrungsziffer den Wert 0 erreicht, während sonst in allen übrigen Stadien fast die doppelte Zeit dazu nötig ist. Die Larve I kann hier die längsten Behandlungen aushalten. Der Jungkäfer und der Käfer liegen in ihrem Verhalten zwischen dem Stadium der Puppe und der Larve I, sie haben jedoch durch 40° eine stärkere Schädigung als durch 0° erlitten. Es sei besonders betont, daß die Puppe wegen ihres besonderen Verhaltens viel öfter als andere Stadien untersucht worden ist, daß aber immer wieder das gleiche Ergebnis erzielt wurde. Dieses geradezu entgegengesetzte Verhalten der Larve I und der Puppe in über- bzw. unteroptimalen Temperaturen läßt sich nur durch ganz verschiedene Wirkungsverhältnisse der beiden Temperaturstufen auf die einzelnen Stadien erklären.

Die Puppe befindet sich in einem Zustand stärkster Aktivität, der gesamte Organismus bis auf die Geschlechtsanlagen ist in Auflösung oder

Umbildung begriffen. Es genügen nun schon wenige Wärmestöße, um dieses Stadium zu schädigen, während unteroptimale Temperaturen bedeutend länger ausgehalten werden. Je tiefer dann die Temperatur sinkt, um so stärker macht sich der Einfluß bemerkbar. Der Unterschied zwischen unter- und überoptimalen Temperaturen wird sich nur unter Einbeziehung protoplasmatischer Verhältnisse klären lassen. Durch Wärme wird das Eiweiß im Protoplasma koaguliert; wie dies geschieht, und wie dazu im Gegensatz Kälte reagiert, wissen wir nicht genau. Von Oosthuizen (1935) wurde dazu folgendes angeführt. Der Tod durch Hitze wird als eine Koagulation des Proteïns der lebenden Zellen beschrieben, wie auch das Eiweiß in der Hitze koaguliert. Auch sollen Tiere erst in eine Starre verfallen, und dann erst soll der Tod verbunden mit einer Protoplasmakoagulation eintreten. Es bleibt aber auch hier ungeklärt, ob die Todesursache in der Koagulation des Eiweißes oder des Proteïns zu suchen ist, denn Proteïn koaguliert schon bei 35—38°, in der aber Tiere schon sterben. Aus den vorliegenden Ergebnissen läßt sich nur vermuten, daß die protoplasmatischen Veränderungen in hohen Temperaturen anders verlaufen als in tiefen, bei denen Dehydratationen eine Rolle spielen. Es fragt sich, ob unter dem Gefrierpunkt dann doch noch Temperaturen zu finden sind, die ähnliche Reaktionen wie bei überoptimalen Temperaturen zeigen. Auf diese Fragen konnte die vorliegende Arbeit nicht näher eingehen.

Bei allen diesen Betrachtungen ist der Einfluß eines schädigenden Temperaturstoßes im embryonalen Stadium nicht berücksichtigt. Wie S. 504 erwähnt ist, wirkt im Optimum schon die geringe Sterblichkeit auf die Vermehrungsziffer reduzierend. Außerdem genügen Temperaturstöße von wenigen Stunden, um erhebliche Schädigungen hervorzurufen. Nach einer 3tägigen Behandlung in 40° sind fast sämtliche Tiere tot, da aber nur Männchen zur Entwicklung kommen, ist die Vermehrungsziffer auf Null zurückgegangen. So ist das embryonale Stadium am leichtesten durch Temperatureinflüsse zu schädigen, es folgt dann die Puppe bei einer Behandlung in 40°. Die Puppe, der Jungkäfer und der Käfer erleiden durch kurzdauernde Temperatureinwirkungen keine Schädigungen, sondern werden erst durch langfristige wesentlich beeinflußt. Alle übrigen Stadien verhalten sich in den verschiedenen Temperaturstufen gleich.

E. Lebensdauer der Käfer und die Beziehung zur Eiablage.

Im folgenden Abschnitt soll nun sowohl einiges über das Leben der Käfer nach der Eiablage, also das Greisenalter, als auch einiges über die Eiproduktion im Verhältnis zur Gesamtlebensdauer gesagt werden. Andersen (1934) fand, daß das Greisenalter um so länger ist, je weniger Eier das Weibchen legt, da einerseits die Legezeit abgekürzt, andererseits aber die Lebensdauer verlängert wird. In einem anderen Falle

bemerkte er, daß Temperaturen, die bei Dauerwirkung in kurzer Zeit den Tod hervorriefen, bei kurzem täglichen Einfluß nur langsam wirkten. Dies machte sich einmal in der im Durchschnitt gelegten Eizahl, zum andern im früheren Absterben der Käfer bemerkbar, so daß das Greisenalter sehr kurz war. Janisch (1933) fand bei Wanzen, daß sie im Optimum ein verhältnismäßig kurzes Greisenalter haben. Durch geringe Schädigungen werden die einzelnen Lebensabschnitte deutlicher. „Kurzlebige Tiere haben eine etwas längere Präovipositionsperiode, aber ein sehr kurzes Greisenalter." „Mit steigender Lebensdauer bleibt sich die Legezeit der einzelnen Weibchen ungefähr gleich, die Präovipositionsperiode wird etwas größer, das Greisenalter ist fast doppelt so lang wie die Legezeit", so daß das Greisenalter prozentual zum Imaginalleben bei langlebigen Weibchen viel größer ist als bei kurzlebigen. Oosthuizen (1935) sagte nun, daß die Weibchen des Mehlkäfers, *Tribolium confusum*, gegen höhere Temperaturen empfindlicher als die Männchen seien, während andere Forscher das umgekehrte Verhalten feststellten, so daß hier Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bestehen.

Beim Bohnenkäfer verläuft nun die Präovipositionszeit zum größten Teil in der Puppenwiege, so daß sie nicht genau feststellbar ist. Sobald der Käfer die Bohne verläßt, beginnt er im Optimum mit der Eiablage. Im weiteren soll die Präovipositionsperiode erst dann als begonnen angesehen werden, wenn der Käfer die Bohne verlassen hat, ohne dabei Rücksicht zu nehmen, wie lange der Jungkäfer in der Wiege verweilte. Die Präovipositionsperiode wird durch Wärme nicht beeinflußt, sondern der Käfer legt sofort nach dem Verlassen der Bohne seine Eier ab, sofern er überhaupt Eier legt. Dagegen wird durch Kälte die Präovipositionsperiode verlängert.

Der Jungkäfer war zu verschiedenen Zeiten in 0° behandelt. Durch diese Behandlung ist der Schlüpftermin hinausgeschoben, wie S. 497 erwähnt ist. Dieser Schadfaktor macht sich auch noch später in und an der Eiablage bemerkbar. Mit fortschreitender Beeinflussung wird die Präovipositionszeit verlängert. Während bei 1tägiger Behandlung sofort mit der Eiablage im Optimum begonnen wird, ist dieser Beginn bei 5tägiger Einwirkung um 2 Tage nach dem Schlüpfen verschoben. Gleichzeitig nimmt die durchschnittlich gelegte Eizahl ab, wie folgende Zahlen lehren:

Behandlungszeit in Stunden . .	24	32	40	48	60	64	72	112	120
Durchschnittliche Eizahl . . .	34	41	32	25	18	23	23	11	11

Von einem Wert von 34 Eiern bei 24stündiger Behandlung sinkt sie allmählich auf 11 bei 120stündiger Beeinflussung. Vergleicht man nun die täglich abgelegten Eizahlen, so nehmen auch diese bei längeren Schädigungen ab. Setzt man diese mit der Gesamteizahl, die in einem Versuch erhalten wird, in Beziehung und berechnet prozentual die tägliche Eiablage, so kommt man zu dem Ergebnis, daß täglich etwa 10%

der Gesamteizahl zur Ablage kommen, und damit dann nicht allein eine Schädigung in der täglichen Eizahl, sondern gleichzeitig auch in der Gesamteizahl erfolgt. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam ANDERSEN (1935) bei dem linierten Graurüßler oder Blattrandkäfer, *Sitona lineata* L. Ein längerer Aufenthalt der Tiere in einer niederen Temperatur zu Beginn der Fortpflanzungszeit bewirkte eine Abnahme der Gesamteierzeugung, diese drückte sich zunächst in einer Verkürzung der Haupteilegeperiode, später auch in der Verringerung der Tageshöchstleistung aus. Wenn nun auch beim Bohnenkäfer die erste Erwägung nicht so

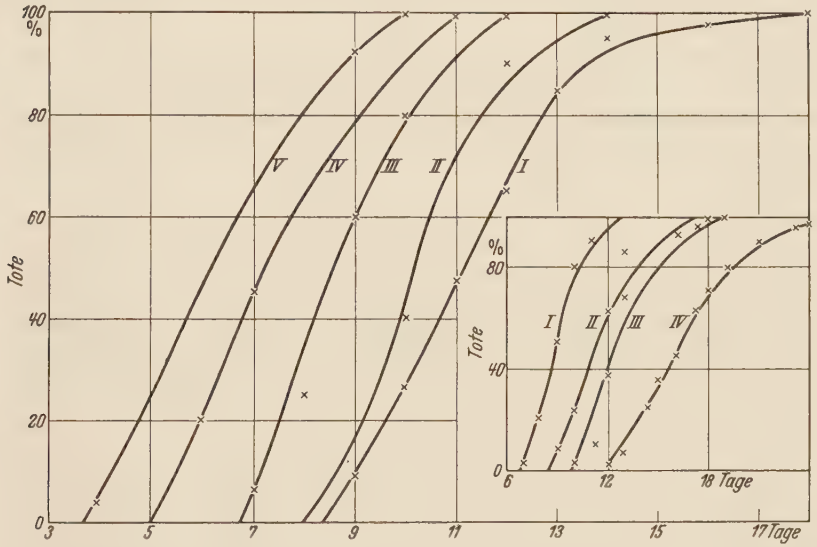

Abb. 7. Absterbeordnung der Männchen nach ihrer Behandlung in 40°. *I* Optimum, *II* 1 Tag-Behandlung, *III* 2 Tage-Behandlung, *IV* 3 Tage-Behandlung, *V* 4 Tage-Behandlung.
Beifigur: Absterbeordnung unbehandelter Tiere. *I* ♀♀ unbefruchtet, *II* ♂♂ mit geschlechtlicher Betätigung, *III* ♂♂ ohne geschlechtliche Betätigung, *IV* jungfräuliche Weibchen.

deutlich in Erscheinung tritt, so kommt die zweite doch stark zum Ausdruck. Im weiteren sind diese Untersuchungen eingehender nur auf die Käfer ausgedehnt. Durch Absterbeordnungen lassen sich diese Beziehungen am besten klären. Wie schon S. 500 gezeigt, sterben die Männchen, die mit Weibchen kopuliert haben, und die, die ohne geschlechtliche Betätigung geblieben sind, fast zu gleicher Zeit ab. Die befruchteten Weibchen dagegen zeigen gegenüber jungfräulichen erhebliche Unterschiede. Es sollen nun die behandelten Männchen alle als gleich angesehen werden, ganz gleich, ob sie mit behandelten oder unbehandelten Weibchen gepaart sind.

In Abb. 7 ist die Absterbeordnung der Männchen aufgestellt, die verschieden lange in 40° behandelt waren. Auf der Waagerechten sind

die Tage, an denen das Tier gestorben ist, und auf der Senkrechten ist die Anzahl der täglich gestorbenen Tiere in Prozenten aufgetragen. Jede Kurve stellt das Absterben nach einer bestimmten Behandlungszeit dar, diese ist in der Kurve mit enthalten. An der Form der Kurven ändert sich nichts, wenn die Behandlungszeit nicht eingerechnet ist. Sie liegen nur um die entsprechenden Tage früher. Das wirkliche Bild aber ergibt sich, wenn die Behandlungszeit berücksichtigt wird, wie es in allen Abbildungen geschehen ist. Im Optimum sterben die Männchen vom 9.—18. Tage ab. Durch eine 1tägige Behandlung in 40° stirbt das erste Männchen schon am 8. Tage, das letzte ist am 14. Tage tot. Je länger nun die Behandlung andauert, um so früher setzt das Absterben ein und ist auch früher beendet. So sind bei 4tägiger Behandlung am 4. Tage schon 5% gestorben und am 10. Tage sind sämtliche Männchen tot. Nach einer 5tägigen Beeinflussung sind keine Männchen mehr am Leben. So werden also die Männchen mit steigender Behandlungszeit stärker geschädigt und sterben ab.

Tabelle 6. Die Lebensdauer der Weibchen in Tagen nach verschiedener Behandlung in 40°.

Dauer der Behandlung in Stunden	I. Behandlung der Weibchen		II. Behandlung der Weibchen und Männchen	
	Lebensdauer im Optimum nach der Behandlung	Behandlungsdauer und Lebensdauer im Optimum	Lebensdauer im Optimum nach der Behandlung	Behandlungsdauer und Lebensdauer im Optimum
0	13	13	13	13
24	11	12	11	12
40	—	—	11	12
48	10	12	15	17
72	10	13	12	15
96	9	13	14	19
120	9	14	12	17

Aus der Tabelle 6, I, ist nun das Verhalten der Weibchen der Gruppe II zu ersehen, die in 40° behandelt, aber mit unbehandelten Männchen gepaart sind. Würden nur die Tage, die die Weibchen nach der Behandlung im Optimum leben, berücksichtigt, so ergibt sich, daß sie mit zunehmender Behandlungszeit früher absterben. Da aber während der Behandlung die Entwicklung keinen Stillstand erfährt, sondern weitergeht, muß auch die Behandlungszeit berücksichtigt werden, und dann ändert sich diese Zeit des Absterbens nicht, wenn die Behandlungszeit und die Lebenszeit im Optimum gemeinsam betrachtet werden. Aus Tabelle 6, II, geht dann hervor, daß sich in den Versuchen, in denen beide Geschlechter behandelt sind, die Weibchen anders verhalten. Wird die Lebenszeit im Optimum nach der Behandlung allein genommen, so sterben die Weibchen innerhalb von 11—15 Tagen. Wird dagegen die Behandlungszeit hinzugenommen, so sind bei 24stündiger Beeinflussung nach 12 Tagen alle Weibchen abgestorben, während bei einer Behand-

lungszeit von 5 Tagen eine 100%ige Sterblichkeit nach 17 Tagen erreicht wird. Bei längeren Behandlungen werden auch von den besten Weibchen nur wenig Eier gelegt, und jene sind es dann, die die Verlängerung der Lebenszeit in der Population bewirken.

In 0° waren die Käfer schon nach einer 24stündigen Behandlung in den Zustand einer Starre verfallen. Wenn sie aus der kalten Temperatur herauskamen, zeigten sie äußerlich keine Lebenszeichen. Sie mußten sich

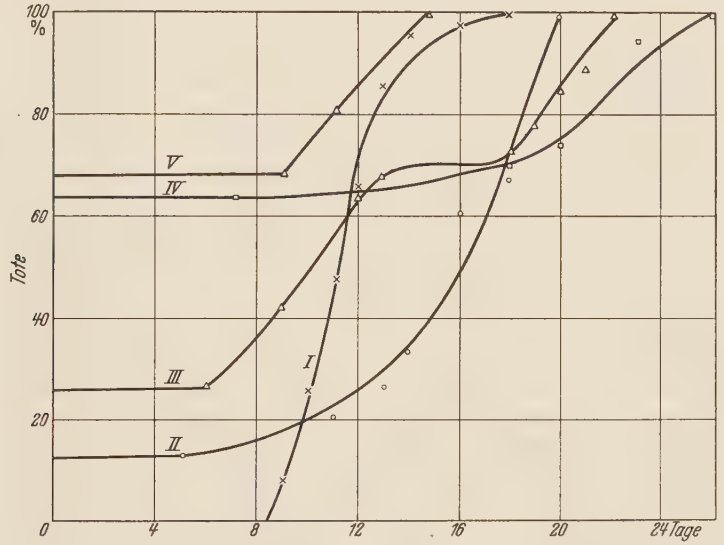

Abb. 8. Die Absterbeordnung der Männchen nach ihrer Behandlung in 0° und Paarung mit unbehandelten Weibchen. *I* Optimum, *II* 5 Tage-Behandlung, *III* 6 Tage-Behandlung, *IV* 7 Tage-Behandlung, *V* 9 Tage-Behandlung.

erst wieder einen Tag im Optimum aufhalten, ehe festgestellt werden konnte, wieviel Tiere durch die Behandlung abgestorben waren. Dabei war aber nicht genau festzulegen, ob sie nicht schon am 1. Tage im Optimum eingegangen waren. Wurde nun die Behandlung länger als einen Tag ausgedehnt, so brauchten die Käfer auch längere Zeit, um ihre Starrheit zu überwinden. Der größte Prozentsatz hatte seine volle Lebenstätigkeit schon am nächsten Tage zurückerhalten, einige davon gaben nur schwache Lebenszeichen von sich, und wenige Prozent kamen noch an den folgenden Tagen zum Leben, während ein bestimmter Rest während der Behandlung gestorben war. Da dann aber schon wieder in den ersten Tagen die schwachen Tiere starben, war es schwierig, hier den Beginn der Absterbeordnung festzulegen. Dagegen konnte das Ende genau festgestellt werden. In Abb. 8 sind nun die Absterbeordnungen der Männchen, die mit unbehandelten Weibchen gepaart waren, für die verschiedenen Behandlungszeiten in 0° eingetragen. In allen Kurven ist die Behand-

lungszeit mitenthalten. Jede Kurve, für sich betrachtet, setzt sich aus 3 verschiedenen Abschnitten zusammen. Sie beginnt mit einer waagerechten Linie, darauf folgt ein allmähliches Ansteigen, und dann setzt plötzlich ein steiler Anstieg ein. Der waagerechte Teil gibt die Tiere wieder, die während der Behandlung gestorben sind, und der steile Ast enthält die Männchen, die normale Lebensfunktionen zeigen, aber nicht mit einem Weibchen kopulieren und so die Verzögerung hervorrufen. Im mittleren Kurventeil sterben alle übrigen ab, doch kann eine eingehende Erklärung nur bei der Beschreibung jeder Kurve gegeben werden.

Bei der 5tägigen Behandlungszeit (Kurve 2) sind während der Behandlung 13,5% der Männchen gestorben. Bis zum 11. Tage sind dann erst noch weitere 6,5% hinzugekommen. Diese Männchen hatten die Weibchen nicht befruchtet, jene aber, die geschlechtstüchtig sind, sterben dann bis zum 18. Tage. Der Rest von 33% ist dann wieder geschlechtsuntüchtig, hat aber eine etwas längere Lebensdauer. Nach einer Behandlung von 6 Tagen (Kurve 3) sind während dieser Zeit 26% durch den Tod ausgeschieden. Innerhalb kurzer Zeit stirbt dann der größte Prozentsatz der Männchen, die aber keine Weibchen mehr befruchten. Im mittleren Teil der Kurve scheiden die Männchen aus, die mit Weibchen kopuliert haben, während zum Schluß nur noch solche Männchen vorhanden sind, die wohl lange leben, aber nicht mehr geschlechtstüchtig sind. Diese Erscheinung wiederholt sich auch bei einer 7tägigen Beeinflussung (Kurve 4), nur ist die Sterblichkeit während der Behandlung auf 63% gestiegen. Hier ist von 16 Männchen nur noch 1 Männchen geschlechtstüchtig, das am 18. Tage stirbt. Alle übrigen sterben entweder früher oder später, das letzte ist erst nach 26 Tagen tot, einer Lebenszeit, die sonst von keinem Männchen erreicht wird. Bei einer 9tägigen Behandlung (Kurve 5) erhöht sich der Prozentsatz der Tiere, die während der Behandlung sterben, auf 67%. Die jetzt noch überlebenden sind aber auch so stark geschädigt, daß sie alle früher als die Männchen im Optimum gestorben sind. Von 16 Männchen vermag noch eines ein Weibchen zu befruchten und stirbt dann aber ebenfalls in der kurzen Zeit wie die übrigen ab.

Durch eine Behandlung in 0^0 stirbt also von den Männchen mit zunehmender Behandlungszeit ein immer größer werdender Prozentsatz ab. Die Überlebenden lassen sich dann in 3 Gruppen teilen: 1. diejenigen, die nur wenige Tage leben und keine Weibchen befruchten, 2. die, die eine normale Geschlechtstätigkeit aufweisen und normal absterben, 3. solche, die nicht mehr geschlechtstüchtig sind, aber ein langes Leben haben. Man sieht, wie der Schadfaktor immer tiefer in die Population eindringt. Es erhöht sich die Sterblichkeit während der Behandlung, gleichzeitig sinkt der Prozentsatz der geschlechtstüchtigen Männchen. Ebenfalls macht sich bei kurzfristigen Einflüssen eine Verlängerung der Lebensdauer bemerkbar, diese erreicht einen Höhepunkt, um dann bei

langen Einwirkungen kleiner zu werden und unter die Lebensdauer im Optimum zu sinken.

Bei Weibchen, die in 0° behandelt sind, aber mit unbehandelten Männchen gepaart werden, verlängert sich die Präovipositionsperiode nach dem Zurückführen ins Optimum. Sie beginnen bei zunehmender Behandlung später mit der Eiablage und zeigen ein gleiches Verhalten in der Eiproduktion, wie es oben (S. 518) für die Jungkäfer beschrieben ist. Ihre Legezeit und das Greisenalter sind nicht verlängert, so daß ein langes Imaginalleben nur durch die Zunahme der Präovipositionsperiode bedingt ist.

Es müssen nun noch die Versuche besprochen werden, bei denen beide Geschlechter in 0° behandelt sind. Die Männchen aus diesen Zuchten zeigen ein ähnliches Verhalten wie die, die mit unbehandelten Weibchen gepaart sind, und deren Verhalten oben eingehend beschrieben ist. Mit steigender Behandlungszeit stirbt ein großer Teil während der Behandlung und gleichzeitig nimmt die Lebensdauer zu. Viel wichtiger aber ist die Wirkung des Temperatureinflusses auf die Weibchen, er zeigt sich auch deutlicher. Im Optimum sterben die befruchteten Weibchen innerhalb des 7.—13. Tages ab. Schon durch eine 1tägige Behandlung in 0° verzögert sich das Absterben der Weibchen etwas. Die ersten sterben nach 8 Tagen, die letzten nach 19 Tagen, so daß die letzten Tiere stärker verzögert sind als die ersten. Hier sind schon einige Weibchen vorhanden, die keine Eier legen und früh sterben, und andere, die auch keine Eier ablegen, aber eine lange Lebenszeit besitzen. Bei der 2tägigen Behandlung ist der Beginn und das Ende des Absterbens noch weiter hinausgeschoben. Ohne ein Ei abzulegen, sterben auch hier einige früh, während andere ein langes Leben haben, und dadurch die Absterbekurve so verändern, daß sie der jungfräulicher Weibchen stark ähnelt. Dieser Unterschied der beiden Arten von Weibchen wird mit steigender Behandlungszeit immer deutlicher. Bei einer 4tägigen Einwirkung sind schon 12,5% der Weibchen während der Behandlung gestorben. Ein weiterer Prozentsatz von 12,5% stirbt dann innerhalb der ersten Tage. Es folgen dann die wenigen Weibchen, die noch befruchtet wurden und Eier legten. Fast 50% aber waren nicht befruchtungsfähig, und ihr Tod erfolgte viel später. Das letzte Weibchen starb wie bei der 2tägigen Behandlung nach 25 Tagen. Nach einer 6tägigen Einwirkung hat sich die Sterblichkeit nur etwas auf 13,5% erhöht, aber jetzt wurde nur noch ein Weibchen befruchtet, das Eier legte und am 16. Tage starb, während die letzten Tiere sehr verzögert sind.

Diese Versuche zeigen also, daß Männchen und Weibchen durch ihr verschiedenes physiologisches Verhalten in geschädigten Populationen verschiedene Ergebnisse hervorrufen können. Durch geringe Temperatureinflüsse werden zunächst die schwächsten Weibchen in ihrer Eiproduktion geschädigt und hören schließlich mit der Eiablage auf. Werden die

Temperaturstöße länger, so sterben diese Weibchen ab und die schwächeren legen gleichzeitig keine Eier mehr. Diese Wirkung steigert sich weiter, bis bei sehr langen Einwirkungen die Weibchen noch lebensfähig sind, aber nicht mehr zur Eiablage schreiten, sie leben schließlich nur noch wenige Tage nach der Behandlung. Wenn sich nun aber die Lebensdauer einzelner Weibchen verlängert, so liegt dies teilweise an dem Verhalten der Männchen. Diese werden bei längeren Behandlungen geschlechtsuntüchtig, so daß sie ein gutes Weibchen nicht mehr zu

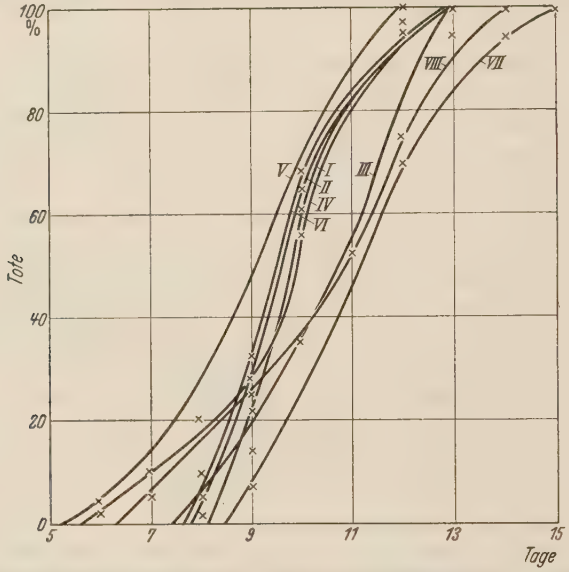

Abb. 9. Absterbeordnung der Weibchen nach der Behandlung der Jungkäfer in 40°. *I* 16 Std.-Behandlung, *II* 24 Std.-Behandlung, *III* 32 Std.-Behandlung, IV 40 Std.-Behandlung, *V* 48 Std.-Behandlung, *VI* 56 Std.-Behandlung, *VII* 64 Std.-Behandlung, *VIII* 72 Std.-Behandlung.

befruchten vermögen. Dies verhält sich dann in seiner Lebensdauer wie ein unbehandeltes, jungfräuliches Weibchen und kann lange leben. Wird ihm aber ein unbehandeltes Männchen hinzugegeben, so wird es von ihm befruchtet, legt auch einige Eier ab, und sein Tod erfolgt in der Zeit, in der befruchtete Weibchen im Optimum sterben.

Die Lebensdauer eines Käfers hängt also einmal von seinem physiologischen Zustand und einmal von der Möglichkeit der geschlechtlichen Betätigung ab. Durch den Einfluß einer schädigenden Temperatur wird der physiologische Zustand verändert und macht sich verschieden bemerkbar. Die Wirkung kann durch eine verminderte Eiproduktion, durch eine kürzere Lebenszeit oder durch den Tod schon während der Behandlung erkannt werden, gleichzeitig kann auch die Geschlechtstätigkeit unterbunden werden. Auf alle diese Punkte muß geachtet werden, um keine falschen Schlüsse zu ziehen. Um also den Einfluß

eines Schadfaktors auf ein Insekt festzustellen, genügt es nicht, beide Geschlechter zu behandeln und gemeinsam zu prüfen, sondern es muß, um die Höchstleistungen zu erhalten, jedes Geschlecht für sich behandelt und mit dem anderen unbehandelten gepaart werden. In der Praxis aber werden die Werte maßgebend sein, die aus den Versuchen stammen, in denen beide Geschlechter behandelt sind.

Die Absterbeordnung der Käfer aus anderen behandelten Zuchten können nicht eingehend betrachtet werden, da die Imaginalzeit nach

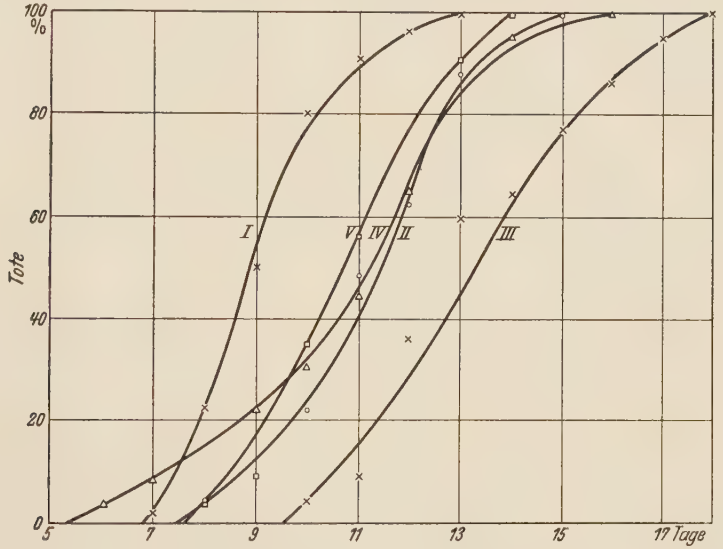

Abb. 10. Absterbeordnung der Weibchen nach der Behandlung der Jungkäfer in 0°. *I* Optimum, *II* 24 Std.-Behandlung, *III* 40 Std.-Behandlung, *IV* 48 Std.-Behandlung, *V* 72 Std.-Behandlung.

dem Schlüpfen zu kurz ist. Die Lebenszeit der Käfer bleibt in allen behandelten Stadien gegenüber der optimalen fast unverändert. Schon stärker wirkt sich der Einfluß auf die Lebensdauer der Käfer nach der Behandlung des Jungkäfers in 40° und 0° aus. Er ist zu verschiedenen Zeiten diesen beiden Temperaturen ausgesetzt, und dann ist das Schlüpfen der Weibchen und ihr Tod protokolliert worden. In Abb. 9 und 10 sind nun diese Absterbeordnungen aufgezeichnet. Nach einer kurzfristigen Behandlung in 40° (Abb. 9) sterben die ersten Weibchen am 7. und 8. Tage, und nach 12—13 Tagen sind alle Weibchen tot. Nach einer 64- bzw. 72stündigen Einwirkung ist der Tod sämtlicher Weibchen am 14. und 15. Tage erfolgt. Bei kurzfristigen Behandlungen also verlaufen die Kurven wie im Optimum und erst bei längeren Behandlungen ist das Absterben der Weibchen etwas verzögert. Das spätere Absterben dieser Weibchen läßt sich so erklären, daß hier schon von allen Weibchen weniger Eier gelegt werden und sich dadurch das Greisenalter verlängert. Dagegen

ist die Zahl der Tage, an denen Eier abgelegt werden, erheblich verkleinert. So werden nach 72stündiger Behandlung meist nur an 2—3 Tagen Eier gelegt. So macht sich also eine Behandlung des Jungkäfers in 40° an der Absterbeordnung nicht mehr bemerkbar.

Durch die Einwirkung von 24 Stunden in 0° (Abb. 10) werden die Weibchen schon etwas geschädigt und sterben früher ab als Weibchen aus dem Optimum, dann aber verzögert sich das Absterben, so daß die letzten Tiere erst am 16. Tage tot sind. Durch eine 40stündige Behandlung werden die Absterbetermine noch weiter hinausgeschoben, so daß ihr Beginn am 10. und ihr Ende am 18. Tage liegen. Dann aber erfolgt das Absterben mit zunehmender Behandlung wieder früher. Bei einer 72stündigen Beeinflussung sind die letzten Weibchen am 14. Tage gestorben. So wird durch eine Behandlung in 0° das Absterben anfangs hinausgeschoben, bei längeren Behandlungszeiten sterben dann die Weibchen früher ab. Diese Verzögerung wird aber nicht durch eine Verlängerung des Greisenalters erreicht, sondern die Präovipostionsperiode wird um einige Tage größer.

Die Einwirkung eines Temperaturstoßes wirkt sich also auf die Lebensdauer der Käfer und ihr Verhalten in der Imaginalzeit recht verschieden aus. Käfer, die aus Zuchten stammen, die in den ersten Stadien eine Temperaturschädigung erlitten haben, zeigen kein anderes Verhalten als unbehandelte Tiere. Die Präovipositionsperiode wird durch Wärmeeinwirkungen nicht verändert, sondern die Käfer beginnen nach dem Schlüpfen sofort mit der Eiablage. Durch die Behandlung des Jungkäfers bzw. des Käfers in unteroptimalen Temperaturen wird die Präovipositionsperiode allerdings mit zunehmender Behandlungszeit größer. Sie verlängert damit die Gesamtlebensdauer, aber das Greisenalter ändert sich nicht. Gleichzeitig wird die tägliche Leistungsfähigkeit in der Eiablage geringer und damit im Zusammenhang auch die Gesamteizahl, jedoch bleibt prozentual zur Gesamteizahl die tägliche Eiablage in allen behandelten Versuchen gleich. Auch bei der Behandlung der Männchen und Weibchen zeigen sich Unterschiede. Durch kurzfristige Einflüsse in 40° werden die Männchen kaum, durch lange dann aber plötzlich sehr stark beeinflußt. Sie werden geschlechtsuntüchtig und vermögen Weibchen nicht mehr zu befruchten. Die Weibchen dagegen werden schon durch kurzfristige Schadfaktoren in 40° geschädigt. Zunächst hören die schwächeren mit der Eiablage auf, die besseren aber sind befruchtungsfähig. Wenn sie nicht kopulieren, haben sie eine lange Lebenszeit. Je stärker nun der Temperatureinfluß wird, um so tiefer dringt er in die Population ein und schädigt auch die besten, die dann auch keine Eier mehr legen, und nur wenige Tage leben. Nach einer Behandlung in 0° lassen sich bei beiden Geschlechtern 4 Gruppen unterscheiden: 1. Die Tiere sterben während der Behandlung. 2. Die Tiere sind nicht mehr geschlechtstüchtig und leben nur kurze Zeit. 3. Die

Tiere zeigen normale Geschlechtsfunktionen und ihre Lebensdauer entspricht der von Tieren im Optimum. 4. Die Tiere haben ihre Geschlechtstüchtigkeit verloren, aber sie haben eine lange Lebensdauer, die länger als bei unbehandelten Tieren sein kann. Diese 4 Gruppen zeigen sich schon bei den geringsten Temperaturstößen. Je stärker diese nun werden, um so mehr verschiebt sich der prozentuale Anteil der Tiere in den einzelnen Gruppen. Bei kurzfristigen Behandlungen ist der größte Prozentsatz geschlechtstüchtig, legt Eier und zeigt ein normales Verhalten. Verlängert sich nun die Behandlungszeit, so nimmt die Prozentzahl der geschlechtstüchtigen Tiere ab, bis dann bei langfristigen Behandlungen nur noch wenige Tiere geschlechtstüchtig sind, die meisten sterben dann während der Behandlung oder innerhalb der ersten Tage, so daß ihre Lebensdauer kürzer ist als die der unbehandelten Tiere.

F. Der Keilwinkel als Maßstab eines Schadfaktors.

In dieser Arbeit ist oben von der Vermehrungsziffer als einem Maßstab gesprochen, um verschiedene Schadfaktoren, die ein Insekt treffen, vergleichen zu können. Janisch (1933, Abb. 10, S. 484) hat nun auf die Verwendung des „Keilwinkels" hingewiesen, durch den ein Schadfaktor, der auf ein Insekt einwirkt, erkannt werden kann. Dieser Keilwinkel läßt sich folgendermaßen berechnen: Aus der für eine Tierart überhaupt gefundenen Höchsteizahl und der höchsten Eizahl des physiologisch besten Weibchens in dem betreffenden Versuch errechnet sich der Gesundheitszustand der Population in „Eizahl-Prozenten". In Abb. 11 ist nun auf der rechten Senkrechten eines Diagramms der Gesundheitszustand und auf der unteren Waagerechten die Sterblichkeit aufgetragen. Werden die so erhaltenen Punkte miteinander verbunden, so bildet diese Verbindungslinie mit der unteren Waagerechten den Keilwinkel. Er ist also: $\operatorname{tg} \alpha = \frac{\text{Gesundheitszustand in Eizahl-Prozenten}}{\text{Überlebende in Prozenten}}$, daraus läßt sich dann α selbst berechnen. Von Janisch wurde an Wanzen nun dieser Winkel für zwei verschiedene, kurzfristig behandelte Versuche errechnet. Die Winkelwerte ergaben die gleichen Größenwerte, so daß er zu folgendem Schluß kam: „Zunächst aber erscheint die Sachlage so, daß die vorliegende Schädigung den gleichen Keilwinkel hat, d. h. die Schädigung hat denselben Charakter, gleichgültig an welcher Stelle des Individualzyklus sie eingeführt wird."

Aus dieser Veranlassung heraus sind jetzt die Keilwinkel für die verschiedenen Zuchten berechnet. Bei der Behandlung des Embryos nimmt der Winkel sowohl bei 40° als auch bei 10° dauernd zu und erreicht seine höchsten Werte bei den längsten Behandlungszeiten.

Behandlungszeit in Stunden in 40° . .	4	6	8	14	20
Keilwinkel	52,2°	54,8°	67,1°	78,2°	80,8°

Ähnlich verhält es sich bei der Behandlung der Larve I. Auch hier steigt der Winkel anfangs, wenn auch nur langsam an, mit zunehmender

Behandlungszeit wird er dann schnell größer. Wird nun die Puppe behandelt, so ändert sich ebenfalls der Winkelwert in den über- und unteroptimalen Temperaturen. Durch eine Behandlung in 40° erhält er Werte, die bei allen Behandlungszeiten um 40° liegen. Bei der Beeinflussung in 10° ergeben sich für den Keilwinkel bis zu einer 8tägigen Behandlung Werte um 40°, erst bei längeren Einwirkungen steigt er etwas an. Für die Einwirkung in 0° liegen die Verhältnisse ähnlich, auch hier nimmt er bei sehr langen Behandlungen etwas zu. Beim Jungkäfer schwanken

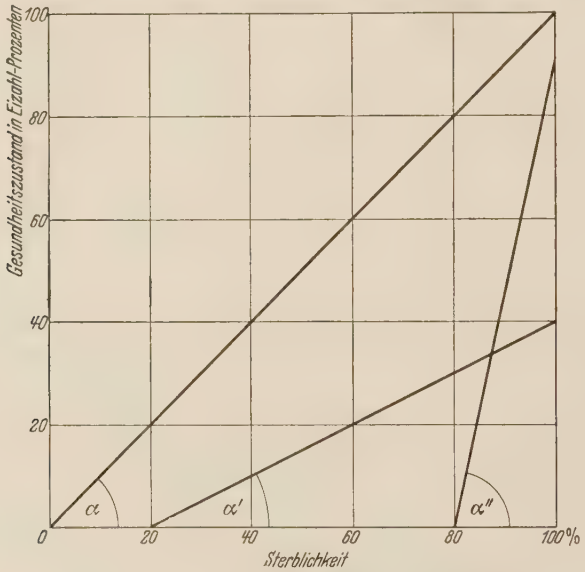

Abb. 11. Schema zur Berechnung des Keilwinkels.

die Winkelwerte bei einer Beeinflussung in 10° und 0° um 35°—45°, während sie durch die Schädigung in 40° allmählich absinken, wie es sich aus folgenden Zahlenwerten ergibt:

Behandlungszeit in Stunden	16	24	48	64	72
Keilwinkel	44,2°	38,4°	36,3°	30,0°	20,2°

Vergleicht man die Werte entsprechender Behandlungszeiten miteinander, so ergeben sich niemals gleiche Werte.

Durch einen Vergleich der Winkelwerte mit der entsprechenden Sterblichkeit und den Höchsteizahlen läßt sich die Änderung des Winkels erklären. Hierzu wurde folgende Annahme gemacht: 1. Die Sterblichkeit ändert sich, aber der Gesundheitszustand der Population bleibt in seiner Höchstleistung erhalten. 2. Die Sterblichkeit ist gleich Null und der Gesundheitszustand ändert sich. So lassen sich Werte für 2 Linien berechnen. Bei der höchsten Eizahl und der Sterblichkeit Null errechnet sich der Winkelwert auf 45°, wie es für die Abb. 11 angenommen ist.

Neben dieser idealen Linie ist in der Abbildung eine zweite eingezeichnet. Bei einer Sterblichkeit von 20% ergäbe sich die Höchsteizahl von 29 Eiern, und daraus läßt sich der Gesundheitszustand der Population mit 40% berechnen. Diese Werte sind in die Abbildung übernommen. Der Wert von 45° ist als die Höchstleistung anzusehen und jede Schädigung muß irgendein Abweichen von ihm hervorrufen. Bleibt nun der Gesundheitszustand nahezu in seiner Höchstleistung erhalten, und nur die Sterblichkeit nimmt zu, so wird auch der Winkel größer (α'' in Abb. 11). Er würde bei einer Sterblichkeit von 100% den theoretischen Wert 90° erreichen; da aber dann keine Eier zur Ablage kommen, kann er praktisch nicht erreicht werden. Bei einer sehr großen Anzahl von Tieren, von denen nur eins mit seiner Höchstleistung erhalten bleibt, wird er aber nahezu erreicht, so daß man sagen kann, der Winkel nähert sich bei fast 100%iger Sterblichkeit dem Grenzwert 90°. Dieselben Erwägungen gelten auch für den 2. Fall, in dem die Sterblichkeit unverändert bleibt, aber der Gesundheitszustand sich verschlechtert, d. h. Die Höchsteizahl nimmt in den Versuchen ab. Nur verläuft diese Linie umgekehrt, der Winkelwert nimmt ab und nähert sich dem Grenzwert Null. Diese beiden Linien wirken nun als entgegengesetzte Kräfte aufeinander. Je nachdem, welche Kraft stärker ist, wird der Winkelwert von ihr beeinflußt und nähert sich der betreffenden Linie.

Würde man neben diesen beiden Ideallinien die Winkelwerte aus den übrigen Versuchen in eine gemeinsame Abbildung eintragen, so würde sich daraus folgendes ergeben: Die Winkelwerte nähern sich in den jüngeren Entwicklungsstadien der ersten idealen Linie, während sie sich in den späteren Stadien der zweiten angleichen. Bei der Behandlung des embryonalen Stadiums ergeben sich für die behandelten Zuchten Werte, die unter Berücksichtigung der Sterblichkeit bei kurzfristiger Behandlungszeit mit denen der Grenzkurve übereinstimmen, die für den besten Gesundheitszustand, aber für eine zunehmende Sterblichkeit gilt. Bei längerer Behandlungszeit weichen die Werte weiter ab, so daß hier eine geringe Schädigung der Eiproduktion zu erkennen ist. Im Stadium der Larve I liegen die Werte für den Winkel etwas tiefer, sie bleiben aber der Grenzlinie stark genähert, so daß auch hier der Einfluß auf die Sterblichkeit überwiegt. Bisher war die Wirkung aller drei Temperaturen gleichmäßig, bei der Behandlung des Puppenstadiums aber weichen die Linien für die einzelnen Temperaturen auseinander. Die Winkelwerte für die unteroptimalen Temperaturen nehmen mit steigender Behandlungszeit zu, so daß bei den stärksten Einflüssen fast allein der Schadfaktor auf die Sterblichkeit wirkt, während die Eiproduktion kaum geschädigt wird. Durch eine Behandlung in überoptimalen Temperaturen werden die Winkelwerte kleiner. In 40° also überwiegt bei einer Behandlung der Puppe bei weitem der Schadfaktor, der die Eiproduktion beeinflußt. Diese Erscheinung wird im Stadium des Jungkäfers noch

deutlicher. Wie schon erwähnt, stirbt bei der Behandlung in 40° kein Käfer, und so müßte sich also diese Linie wie die Grenzlinie verhalten, bei der sich bei einer Sterblichkeit von 0% der Gesundheitszustand verschlechtert, und in der Tat nehmen die Winkelwerte auch mit steigender Behandlungszeit ab und nähern sich stark diesem Grenzwert. Bei einer Behandlung in 10° und 0° erhalten die Winkel Werte, die zwischen 35° und 45° liegen, so daß sich hier der Einfluß auf die Sterblichkeit und auf die Eiproduktion im Gleichgewicht hält.

So ist uns also in dem Keilwinkel ein Maßstab gegeben, um zu erkennen, wie ein Schadfaktor auf eine Population wirkt, und gleichzeitig läßt sich das unterschiedliche Verhalten der über- und unteroptimalen Temperaturen erklären. Im embryonalen Stadium, in dem die Eianlagen noch nicht entwickelt sind, macht sich also der Schadfaktor allein bei der Sterblichkeit bemerkbar, die Tiere aber, die sich entwickeln, sind in ihrer Eiproduktion nicht geschädigt. Es möge nun die Wirkung auf die Sterblichkeit als eine Schädigung des somatischen Lebens und die auf die Eiproduktion als eine solche des generativen angesehen werden. So hat schon Titschak (1930) bei seinen Wanzenzuchten gefunden, daß sich Wanzen bis zur 4. Häutung in 35° entwickelten, dann aber im Laufe der Zeit eingingen. Er meinte dazu: „Ich glaube, daß die Temperatur von 35° nur solange ertragen werden kann, wie das Tier rein somatisch ist. Bei der Reife der Geschlechtsorgane nach der 4. Häutung scheinen infolge der Wärme Störungen aufzutreten, die die Vollentwicklung unmöglich machen." Diese Ansicht hat sich durch die jetzt vorliegenden Untersuchungen bestätigt. Im embryonalen Stadium wird durch noch so starke Temperaturschädigungen nur das somatische Leben beeinflußt. Je weiter sich nun die Geschlechtsanlagen ausbilden, um so mehr ist die Möglichkeit gegeben, daß auch die Geschlechtsorgane geschädigt werden. So sind im larvalen Stadium die ersten Anlagen für diese vorhanden, und bei sehr starken Einflüssen werden Höchstleistungen in der Eiproduktion nicht mehr erreicht. Im larvalen Stadium wird also das somatische Leben am stärksten und das generative nur wenig geschädigt. Im Stadium der Puppe macht sich nun der Unterschied der beiden Temperaturstufen bemerkbar. Durch unteroptimale Temperaturen wird, wie aus der Zunahme der Keilwinkel zu ersehen ist, in der Hauptsache das somatische Leben beeinflußt, das generative wird aber schon stärker geschädigt als im larvalen. Durch eine Behandlung in 40° wird eine umgekehrte Wirkung erzielt. Die Eiproduktion ist schon stärker geschädigt als das somatische Leben. Bei der Behandlung des Jungkäfers tritt dies noch stärker hervor. Durch die Behandlung in 40° ist das somatische Leben überhaupt nicht beeinflußt, während sich der Schadfaktor im generativen stärker ausdrückt. In den unteroptimalen Temperaturen wird durch kurzfristige Behandlungen fast allein das generative Leben von dem

Schadfaktor getroffen, und erst langfristige Einflüsse wirken auch auf das somatische, so daß eine erhebliche Sterblichkeit auftritt, und so der Einfluß auf das somatische Leben recht groß wird und den auf die Eiproduktion überwiegt.

G. Zusammenfassung und Ergebnisse.

Bei allen Untersuchungen über die Schädlinge der Forst- und Landwirtschaft sind neben den rein technischen Fragen auch theoretische Erwägungen notwendig. So sind die Tiere in der freien Natur in ihrem physiologischen Zustand nicht alle gleich. Die einen vermögen sich schneller zu entwickeln als andere, viele vollenden den Individualzyklus nicht vollständig, sondern sterben vorher ab. Es kann nun von großer Wichtigkeit sein, diesen physiologischen Zustand zu erkennen, bevor Abwehrmaßnahmen eingeleitet werden. Die Tiere können durch natürliche Umweltbedingungen so stark geschädigt sein, daß unter Umständen schon ein kleiner Einfluß genügt, um sie restlos abzutöten. Diese Schädigung kann nun sowohl von der Elterngeneration herrühren, als auch in einem Jugendstadium erworben sein. Um aber den Grad der Schädigung zu ermessen, muß bekannt sein, wie Schadfaktoren wirken, und wie sich ihr Einfluß auch im späteren Leben bemerkbar macht. In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, einige dieser Fragen zu klären. Dabei ist der Einfluß eines schädigenden Temperaturstoßes auf die wichtigsten Lebenserscheinungen der Insekten untersucht worden. Es stellte sich heraus, daß es nicht genügt, nur ein Kriterium zu untersuchen, um einen Schadfaktor zu erkennen, sondern daß mindest zwei, die Sterblichkeit und die Eiproduktion, in Betracht zu ziehen sind. Daneben ist in der vorliegenden Arbeit auch der Einfluß einer kurzfristigen Temperatureinwirkung auf die Entwicklungsdauer und damit gleichzeitig auf die Variationsbreite betrachtet worden.

Beim Bohnenkäfer zeigte sich nun, daß eine dauernde Einwirkung von Temperaturen zwischen 22° und 31° auf die Entwicklung kaum einen Schaden ausübt, sondern daß der ermittelte Höchstwert von 25 für die Vermehrungsziffer erhalten bleibt. Bei 33° und 19° wirkt aber der anhaltende Schadfaktor recht beträchtlich, und im Laufe der Generationen verschlechtert sich der Gesundheitszustand zusehends, obgleich er in den ersten Generationen noch recht gut war. In 35° bzw. 18° ist es nur noch möglich, höchstens eine Generation zu züchten. Je höher bzw. je tiefer die Temperatur wird, um so geringere Behandlungszeiten sind nötig, um gleiche Schädigungen hervorzurufen. Es genügen schon verhältnismäßig geringe extreme Temperaturstöße, um die verschiedenen Stadien beim Bohnenkäfer 100%ig anzutöten. An Hand des Keilwinkels (Kap. F) wurde gezeigt, wie beim Larvenstadium sich der Einfluß allein an der Sterblichkeit bemerkbar macht, also rein somatisch ist. Erst, wenn auch die Geschlechtsorgane stärker zur

Entwicklung kommen, trifft auch diese der Schadfaktor. Die Eiproduktion ist dann durch geringe Einwirkungen vermindert, während die Tiere durch stärkere Einflüsse zum Absterben gebracht werden. Im einzelnen läßt sich sagen, daß der Schadeinfluß im embryonalen Stadium (S. 496) durch eine Behandlung in 40° stärker wird und tiefer in die Population eindringt, so daß selbst physiologisch beste Tiere durch längere Temperatureinflüsse geschädigt werden. Diese Wirkung prägt sich auch in den anderen Stadien in der Verlängerung der Variationsbreite aus. Während die kürzesten Entwicklungszeiten von den besten Tieren in späteren Stadien auch nach längeren Behandlungszeiten erreicht werden, vergrößert sich durch die lange Entwicklungsdauer der schwächeren Tiere die Variationsbreite, oder aber sie sterben ab. Die physiologisch besten Tiere sind also relativ wenig geschädigt, und aus der kürzesten Entwicklungszeit in einer Population allein kann nicht auf den Schadfaktor für die gesamte Population geschlossen werden, noch dazu, wenn er im Anfangsstadium gewirkt hat und sich erst später auswirkt. Nur die Variationsbreite in Verbindung mit der Sterblichkeit kann Anhaltspunkte für einen Schadfaktor geben. Dieser Unterschied in der Schlüpffolge tritt bei der Eiproduktion kaum in Erscheinung. Allerdings legen die Tiere, die an den ersten Tagen schlüpfen, prozentual mehr Eier als die Spätschlüpfer, aber es läßt sich nicht sagen: das Tier mit der kürzesten Entwicklungszeit legt die meisten Eier, wohl aber, es befindet sich unter den Frühschlüpfern. Einzelne Stadien haben sich gegenüber nicht zu tiefen Temperaturen (10°) ziemlich widerstandsfähig erwiesen, während die gleiche Behandlungszeit in einer hohen Temperatur einen recht großen Schadfaktor hervorruft. Es läßt sich nicht genau festlegen, ob hierfür eine Diapause oder aber verschiedene zytoplasmatische Zustände verantwortlich zu machen sind. Jedenfalls ist bei Bekämpfungsmaßnahmen darauf zu achten, daß sich Jugendstadien gegenüber Temperatureinflüssen anders verhalten können als spätere Entwicklungsstadien. Alle diese Schädigungen werden zumeist schon in der ersten Generation behoben, sie sind aber bestimmt in einer der folgenden Generationen ausgeglichen.

Bei den Untersuchungen über den Einfluß eines Schadfaktors auf die Käfer ergab sich, daß bei langfristigen Behandlungen Unterschiede bestehen, je nachdem, ob das behandelte Männchen bzw. Weibchen mit dem anderen Geschlecht gepaart wurde, das behandelt oder unbehandelt war. Werden diese Ergebnisse auf die freie Natur angewandt, so läßt sich folgendes sagen: In der Natur sind die Insekten den Schädigungen in gleicher Weise ausgesetzt, so daß die Werte aus den Zuchten, in denen beide Geschlechter behandelt waren, maßgebend sind. Dagegen läßt sich aber folgendes anführen: In der Natur ist nun viel eher die Möglichkeit gegeben, daß sich nach einer Schädigung, durch die ein großer Teil der Tiere geschlechtsuntüchtig geworden ist, doch noch

zwei geschlechtstüchtige Tiere finden, kopulieren und Höchstleistungen erreichen können, als in einem Versuch, in dem nur immer ein Pärchen abgesondert ist. Im Experiment ist es aber schwierig, zwei gleichwertige, d. h. physiologisch beste Tiere herauszufinden und zu paaren. So ist es also doch nötig, behandelte und unbehandelte Tiere zusammenzusetzen, um die Höchstwerte erkennen zu können, denn diese sind für das spätere Verhalten der Individuen von allergrößter Wichtigkeit. Diese Höchstleistungen werden aber nur von wenigen Tieren erreicht.

Aus den Ergebnissen dieser Arbeit geht somit deutlich hervor, daß die Populationsbewegung von Insekten recht erheblich auch von den nur kurzfristig wirkenden Schadfaktoren der Umwelt abhängig ist. Je nach dem Wirkungsgrad der Schädigung und dem betroffenen Entwicklungsstadium wird als unmittelbare Nachwirkung die Sterblichkeit erhöht und die Eiproduktion vermindert, dann aber auch der gesamte physiologische Gesundheitszustand verschlechtert, so daß die Widerstandskraft der betroffenen Tiere gegen erneut einsetzende Schlechtbedingungen verringert sein kann. Die genaue Kenntnis von diesen Zusammenhängen erleichtert wesentlich die Beurteilung des Massenwechsels von Schadinsekten und gibt vor allem die Grundlage ab für physiologisch begründete Prognosen, die eine besonders wichtige Aufgabe des Pflanzenschutzes sind.

Literaturverzeichnis.

Andersen, K. Th.: Der Einfluß der Umweltbedingungen (Temperatur und Ernährung) auf die Eierzeugung und Lebensdauer eines Insektes (*Sitona lineata* L.) mit postmetaboler Eientwicklung und langer Legezeit. Z. angew. Entomol. **20**, 85 (1933). — Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Eierzeugung von Insekten. I. Einfluß konstanter Temperaturen auf die Eierzeugung von *Sitona lineata* L. Biol. Zbl. **54**, 478 (1934); II. Einfluß inkonstanter Temperaturen auf die Eientwicklung von *Sitona lineata* L. und *Calandria granaria* L. Biol. Zbl. **55**, 571 (1935). — **Cook, W.:** Some effects of alternating temperatures on the growth and metabolisme of cutworm larvae. J. econ. Entom. **20** (1927). — **Eidmann, H.:** Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. Z. angew. Entomol. **15** (1927). — Der Einfluß der alternierenden Temperaturen auf die Eiraupe der Forleule (*Panolis flammea*), nebst Bemerkungen über die epidemiologische Bedeutung dieses Stadiums. Forstw. Zbl. **55**, 185 (1933). — **Friederichs, K.:** Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. Berlin 1930. — **Geisthardt, G.:** Über die ökologische Valenz zweier Wanzenarten mit verschiedenem Verbreitungsgebiet. Z. Parasitenkde **9**, H. 2 (1937). — **Gösswald, K.:** Physiologische Untersuchungen über die Einwirkung ökologischer Faktoren, besonders Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung von *Diprion pini*. Z. angew. Entomol. **22**, 331 (1934). — **Hase, A.:** Über die Temperaturversuche mit den Eiern der Mehlmotte (*Ephestia Kuehniella* Zell.). Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **15** (1928). — Weitere Versuche zur Kenntnis der Bettwanzen *Cimex lectularius* L. und *Cimex rotundatus* Sign. Z. Parasitenkde **2**, H. 3, 368 (1930). — Über Lebensbedingungen, Verhalten und Fruchtbarkeit der tropischen Hauswanze, *Cimex*

rotundatus Sign., in Venezuela. Z. Parasitenkde **3** (1931). — **Janisch, E.:** Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. 1927. — Über die Wirkungsgröße der Umweltfaktoren bei der Massenvermehrung der Insekten. Dtsch. Forsch.Arb. Notgemein. dtsch. Wiss. H. 9 (Landwirtschaftswiss.), 80 (1929a). — Über den Einfluß niederer Temperaturen auf die Lebensvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Z. Kälteindustrie **36**, H. 10 (1929b). — Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten. I. Die Massenvermehrung der Baumwolleule, *Prodenia littoralis* in Ägypten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17**, 339 (1930); II. Über die Mortalität und die Variationsbreite tropischer Insekten in Ceylon, mit allgemeinen Bemerkungen über die Umweltabhängigkeit und das biologische Optimum. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **22**, 287 (1931). — Beobachtungen bei der Aufzucht von Bettwanzen. I. Über das Verhalten von Populationen bei verschiedenen Zuchtbedingungen. Z. Parasitenkde **5**, H. 3/4 (1933a). — Untersuchungen über die Ökologie und Epidemiologie der Nonne. I. Die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **20**, 269 (1933b). — Über die Wertung der Variabilität bei mathematischer Erfassung biologischer Gesetzmäßigkeiten. Acta Biotheoretica A I, 1, 1—2 (1935a). — Über die Vermehrung der Bettwanze *Cimex lectularius* in verschiedener Temperatur. Z. Parasitenkde **7**, H. 4, 408 (1935b). — **Kunike, G.:** Beiträge zur Lebensweise und Bekämpfung des Kornkäfers. Z. angew. Entomol. **23** (1937). — **Maercks, H.:** Der Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Embryonalentwicklung der Mehlmottenschlupfwespe *Habrobracon juglandis* Ashmead. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **20**, 347 (1933). — Untersuchungen zur Ökologie des Kohlweißlings. I. Temperaturreaktion und Feuchtigkeitsoptimum. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **28** (1934). — **Mikulski, J. S.:** The effect of constant and alternating temperatures on the survival of some development stages of *Tribolium confusum* Duv. Bull. Acad. Pol. Scien. et Lett. Série B: Scien. Natur. (II) 1936. — On the changes of development velocity of some developmental stages of *Tribolium confusum* Duv. when influented by constant and alternating temperatures. Bull. Acad. Pol. Scien. et Lett. Série B: Scien. Natur. (II) 1936. — The influence of alternating temperatures upon the development of the amphibians, Bufo americanus le *Conte* and *Ambystoma tigrinum* Green. Bull. Acad. Pol. Scien. et Lett. Série B: Scien. Natur. (II) 1936. — **Oosthuizen, M. J.:** The Effect of High Temperature on the Confused Flour Beetle. University of Minnesota. Agricult. Exper. Stat., Techn. Bull. **107** (1935). — **Schimitschek, E.:** *Tetropium* Gabrieli Weise und *Tetropium fuscum* F. Z. angew. Entomol. **15** (1929). — **Titschak, E.:** Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **17** (1930). — **Tsai, P. H.:** Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Eiablage der *Calandria granaria*. Agr. Sini., Vol. I, No 1 (1934). — **Tsai, P. H.-Chang Jen-nien:** Experimental studies regarding the influence of temperature and relative humidity on the oviposition of the Rice Weevil (*Calandra oryzae* L.). Agr. Sini., Vol. I, No 6 (1935). — **Uvarov, P. B.:** Insects and climate. Trans. entomol. Soc. London. 1931. — **Voûte, A. D.:** Die Eientwicklung der Mehlmotte, *Ephestia Kuehniella* Zell., bei konstanten und schwankenden Temperaturen. Z. angew. Entomol. **22**, H. 1/2 (1935). — **Zacher, F.:** Untersuchungen zur Morphologie und Biologie der Samenkäfer *(Bruchidae-Lariidae)*. Beiträge zur Kenntnis der Vorratsschädlinge. 6. Beitrag. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. **18**, H. 3 (1930). — **Zwölfer, W.:** Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kieferneule, *Panolis flammea* Schiff. Z. angew. Entomol. **17** (1931). — Studien zur Ökologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne. Z. angew. Entomol. **20** (1934). — Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne (*Lymanntria monacha* L.) und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung. Z. angew. Entomol. **21**, H. 3 (1935).

Mein Lebenslauf.

Am 7. März 1913 wurde ich, Walter Hackbart, als Sohn des Lehrers Erich Hackbart zu Berlin-Treptow geboren und am 5. Mai evangelisch getauft. Nachdem ich vier Jahre lang die Volksschule meines Heimatortes besucht hatte, kam ich Ostern 1923 auf das Realgymnasium zu Berlin-Treptow. An ihm machte ich nach 9jährigem Besuch Ostern 1932 mein Abitur. Ich ging dann auf die Universität zu Berlin, an der ich bis zum Jahre 1936 Zoologie, Botanik und Chemie als Hauptfach und Physik, Mineralogie und Philosophie als Nebenfach studierte. Nach dieser Zeit war ich an der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft zu Berlin-Dahlem mit der Anfertigung meiner Dissertation beschäftigt. Herrn Reg.-Rat Dr. Janisch bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit zu großem Dank verpflichtet. Meinen besonderen Dank möchte ich ihm für die vielen wertvollen Hinweise und Unterstützungen aussprechen, die er mir während der Untersuchungen bereitwilligst gewährte. Außerdem möchte ich Herrn Präsident Dr. Riehm für die Erlaubnis danken, daß ich die Einrichtungen der Biologischen Reichsanstalt benutzen durfte.

Meine akademischen Lehrer waren die Herrn Professoren Dr. Baumgarten, Bodenstein, Deegener, Diels, Fischer, Hartmann, Herter, Hesse, Kolkwitz, Leuchs, Markus, Nernst, Noack, Ramdohr, Rieffert, Schlenk, Schmidt, Tiede, Westphal, Wichmann, Zimmer.